

MEDEDELINGEN VAN DE LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN/NEDERLAND  
52 (4) 105-124 (1952)

## DE ORGAANVORMING VAN GALANTHUS NIVALIS L.

ORGAN FORMATION OF GALANTHUS NIVALIS L.

(WITH A SUMMARY)

door

IDA LUYTEN en JOHANNA M. VAN WAVEREN

*Mededeling No 102 van het Laboratorium voor Plantenphysiologisch Onderzoek  
der Landbouwhogeschool te Wageningen, Nederland*

(Ontvangen/Received 2.5.'52)

Het onderzoek werd aangevat om de tijd van bloemaanleg van dit vroeg-bloeiende bolgewasje vast te leggen. Tevens gaf het gelegenheid na te gaan, welke opvatting de juiste is: die van een sympodiale bouw van *Galanthus*, dan wel die van een monopodiale. Verder kon tegelijkertijd de aanleg en de groei van verschillende andere organen bestudeerd worden.<sup>1)</sup> *Galanthus nivalis* behoort tot de familie der *Amaryllidaceae*; de soort werd door LINNAEUS in 1735 vastgelegd, terwijl de geslachts-naam „*Galanthus*” door hem in 1753 werd gegeven. Gedurende de Romeinse bezetting zijn de bolletjes waarschijnlijk van uit het Middellandse zeegebied naar het Noorden gebracht, waar ze nu op sommige plaatsen verwilderd voorkomen. Men vindt ze verspreid langs de bergketens van Zuid- en Centraal Europa van de Pyreneeën tot de Kaukasus. Het meest komen ze voor in het Middellandse zeegebied.

Op ons verzoek rooide de firma C. G. VAN TUBERGEN te HAARLEM in 1932 op de data 17 Febr., 9 Mrt, 31 Mrt, 22 April, 12 Mei, 1 Juni en 22 Juni telkens 20 bolletjes. Direct na ontvangst werden deze op de respectievelijke data in het laboratorium in alcohol 96 % gefixeerd om ze later te kunnen onderzoeken. Voor aanvullende waarnemingen werden ons in 1935 wederom bolletjes toegezonden en wel op 18 Juni, 31 Juli, 17 Sept., 9 Oct., 6 Nov. en 15 Dec. Onze methode, nl. het onder water met fijne mesjes onder het binoculaire microscoop afpellen der objecten, het kleuren met een geconcentreerde waterige jood-joodkaliumoplossing en daarna bekijken van de groeipunten met dit microscoop is reeds zo vaak uitvoerig in vroegere publicaties over periodiciteitsonderzoekingen in ons laboratorium verricht, beschreven, dat we kunnen volstaan met naar deze mededelingen te verwijzen. De tekeningen werden vervaardigd door de heer B. J. VAN TONGEREN.

Om ons een duidelijk beeld te kunnen vormen van het gewasje, beginnen we met het afpellen van een volwassen bolletje in de tijd, dat de loofbladen en bloemstengels juist afgestorven zijn (22 Juni 1932). Buiten om de bol zitten enige bruine rokken, die leeggezogen zijn en droog aanvoelen. In 't begin van het jaar

<sup>1)</sup> Bij het bezien der figuren raadplege men vooral de verklaring achterin.

waren deze rokken dikker, maar ze hadden ook toen reeds veel van hun reservevoedsel verloren. Tussen deze droge rokken vinden we soms enkele klisters (tot bolletjes uitgegroeide okselknoppen), waarvan de buitenste afsplitsing steeds geadosseerd is.

Verwijderen we deze vliezige rokken, dan treffen we drie witte vliezige rokken, gevuld met reservevoedsel, aan. De eerste twee zijn rondom gesloten; de derde is niet gesloten: vandaar dat deze laatste ook wel schub genoemd wordt. Deze ligt naast het nog wat vliezige ondereinde van de afgestorven bloemstengel. De eerste twee rokken zijn de bases van het enige schedebblad en van het eerste loofblad; de derde rok is het ondereinde van het tweede (halfomlopende) loofblad. Deze loofbladen hebben in het voorjaar geassimileerd; de bloemstengel heeft toen een bloem gedragen. In Juni zijn de bovenaardse delen afgestorven. De bruine vliezen, die we afgepeld hebben, zijn de resten van de uitgezogen rokken, die het vorige jaar als schede- en loofbladen dienst deden. We merken dus op, dat de rokken van *Galanthus nivalis* maar één jaar als reserve-orgaan functioneren. Volgens SCHOUTE (1943, pag. 48) heeft de platte schijf een geringe, maar vele jaren durende lengte- en een goed ontwikkelde primaire diktegroei.

In de oksel van de tweede (gesloten) rok staat een knop, waarvan de eerste afsplitsing een schedebblad is, dat *niet* geadosseerd staat. Dit schedebblad zal nimmer dienst doen bij de assimilatie. Het onderstuk zal een bewaarplaats voor reservevoedsel worden, terwijl het bovenste gedeelte tot een vliezige schede zal uitgroeien, die de loofblaadjes bijeenhoudt. Behalve dit schedebblad vinden we in de knop nog twee loofbladen en een bloeischacht, die vroeg in het volgende jaar boven de grond zullen komen. Deze knop, die dus zorgt voor de voortzetting van de bol, nu het oude eindgroeipunt verbruikt is voor de vorming van de (reeds verwelkte) bloem, zullen we *hoofdknop* noemen. Dat werkelijk het eindgroeipunt telkens vervangen wordt door een zijknop, zullen we in deze mededeling aantonen. Aan de voet van de bloemschacht zien we een vegetatiepunt liggen, dat soms reeds een afsplitsing heeft gevormd. Dit is het groeipunt, dat in de loop van hetzelfde jaar loofbladeren en in het volgende jaar een bloem zal aanleggen en zo voor de voortzetting van de bol zal zorgen.

Heeft de bol *niet* gebloeid, dan staat er op een enkele uitzondering na, toch even goed een nieuwe knop in de oksel van het eerste loofblad. De eerste afsplitsing is dan *wel* geadosseerd. Verder merken we bij een niet bloeiende bol op, dat het tweede loofblad geheel omlopend is. In 't midden vinden we dan het oude vegetatiepunt, dat in de loop van de winter weer enige loofbladeren zal aanleggen en zijn taak zal voleindigen met het aanleggen van een bloemprimordium.

Bij uitzondering komt het voor, dat bij een bloeiende bol het tweede loofblad niet halfomlopend is, maar dat de bladvoet geheel gesloten is. In dat geval blijkt er een derde loofblad aanwezig te zijn, dat halfomlopend is. Het groeipunt vormt daarna de bloem. De zgn. hoofdknop zit dan in de oksel van het tweede loofblad.

In de oksel van het halfomlopende loofblad vinden we in meer dan 50 % van de bollen nog een extra bloemprimordium of een verdroogd bloempje.

Ook merken we dikwijls bij het afpellen op, dat de wortels tussen de rokken omhoog gegroeid zijn.

Na deze oriënterende beschrijving zullen we de aanleg en de ontwikkeling van de verschillende afsplitsingen en van de bloem in opeenvolgende maanden bespreken. Op 17 Febr. 1932 vinden we binnen de twee vliezige rokken en de schub (die alle drie reeds uitgezogen zijn, waardoor de bol voos aanvoelt) een uit-

TABEL 1. Gemiddelde lengten van schedelbladen, bloemen, zijknoppen en het gemiddelde aantal afsplitsingen in de zijknoppen der opeenvolgende generaties in een bol gedurende een jaar-cyclus ( $n$  = aantal gemeten of getelde objecten)

Datum	Omtrek bol in cm	Uitge- zogen rokket	Lengte rokket (sche- delblad) in mm	Lengte knop in rokket in mm	Aantal afsplit- singen	Lengte rokket (loofblad <sup>11</sup> ) in mm	Lengte hoofdknop en schedelblad <sup>11</sup> in mm	Lengte loofblad <sup>11</sup> in mm	Lengte bloem- schacht <sup>11</sup> in mm	Lengte HKN <sup>iv</sup> en sche- delblad <sup>iv</sup> in mm	Lengte loofblad <sup>iv</sup> in mm	Lengte bloem <sup>iv</sup> in mm	Lengte HKN <sup>v</sup> in mm	Aantal afsplit- singen HKN <sup>v</sup>
1932 17 Febr.	-	-	-	-	0	-	97,0 ± 0,36 n = 10	167,5 ± 7,9 n = 10	170,0 n = 10	0,77 ± 0,05 n = 10	0,52 ± 0,03 n = 10	-	-	-
31 Mrt.	-	-	-	-	0	-	88,5 ± 1,9 n = 19	223,3 ± 10,3 n = 20	220,0 n = 20	0,86 ± 0,04 n = 20	0,55 ± 0,02 n = 20	-	-	-
22 April	-	-	-	-	0	-	88,1 ± 4,6 n = 12	260,0 ± 8,7 n = 20	260,0 n = 20	1,26 ± 0,07 n = 20	0,78 ± 0,05 n = 20	-	niet alle aanw.	0
12 Mei	-	-	-	-	-	-	afgestorven	303,3 ± 8,8 n = 18	300,0 n = 20	1,67 ± 0,08 n = 20	1,17 ± 0,07 n = 19	± 0,45 n = 20	n.g.	0
1 Juni	-	-	-	-	-	-	-	342,5 ± 13,0 n = 6	330,0 n = 19	2,34 ± 0,08 n = 20	1,94 ± 0,67 n = 20	1,27 ± 0,06 n = 20	n.g.	0
22 Juni	-	-	-	-	-	-	-	afgestorven	afge- storven	2,74 ± 0,1 n = 20	2,34 ± 0,10 n = 20	1,80 ± 0,07 n = 20	n.g.	0
1935 18 Juni	5,69 ± 0,11 n = 10	2-3	19,83 ± 0,50 n = 10	0,91 ± 0,06 n = 10	2,8 n = 10	19,37 ± 0,47 n = 10	-	-	-	2,31 ± 0,11 n = 9	2,08 ± 0,12 n = 9	1,5 ± 0,10	0,2	0,3
31 Juli	5,98 ± 0,09 n = 10	1-2	19,59 ± 0,59 n = 10	2,04 ± 0,10 n = 10	3,1 n = 9	20,1 ± 0,43 n = 10	-	-	-	4,03 ± 0,19 n = 10	3,50 ± 1,44 n = 8	3,21 ± 0,14	0,35	1
17 Sept.	6,06 ± 0,11 n = 10	ged. van 1	19,87 ± 1,21 n = 10	8,99 ± 0,61 n = 10	4,5 n = 7	20,6 ± 0,39 n = 9	-	-	-	13,75 ± 0,59 n = 10	13,27 ± 0,49 n = 10	12,24 ± 0,48	0,5	2
9 Oct.	6,37 ± 0,10 n = 10	ged. van 1	22,05 ± 0,81 n = 6	16,91 ± 0,67 n = 10	3,8 n = 6 en 2 + bloem n = 3	22,61 ± 0,92 n = 7	-	-	-	25,72 ± 1,48 n = 10	24,61 ± 0,90 n = 10	22,39 ± 1,06 n = 10	0,6	2
6 Nov.	6,46 ± 0,19 n = 10	iets	20,37 ± 0,61 n = 10	30,88 ± 3,12 n = 10	5,2 n = 8	23,51 ± 0,81 n = 10	-	-	-	51,84 ± 1,97 n = 10	50,97 ± 1,93 n = 10	49,94 ± 1,36 n = 10	0,6	2,6
13 Dec.	6,23 ± 0,16 n = 10	bijsa- niets	19,66 ± 0,70 n = 10	52,40 ± 4,52 n = 10	5,0 n = 9	23,39 ± 0,51 n = 10	-	-	-	74,40 ± 2,94 n = 9	73,2 ± 2,69 n = 8	72,33 ± 3,01 n = 9	0,8	3

groeïende spruit, bestaande uit het schedeblad, twee loofbladen en de bloemstengel, die resp. een gemiddelde lengte van 97 mm, 167,5 mm (d.w.z. van het eerste loofblad) en 170 mm hebben. In tabel 1 kan men de gemiddelde lengten op de opeenvolgende data aflezen. Het was moeilijk de lengte van de bloemstengel met bloem nauwkeurig vast te leggen. Daarom werd de lengte van de bloemschacht bepaald door te meten van de bolschijf af tot aan de top van de spatha.

Bij de lengten van de bloemschacht kunnen wij geen middelbare fout opgeven. Deze lengten werden door een onzer gemeten; bij het uitwerken bleek, dat wel de gemiddelde lengten genoteerd, maar dat de afzonderlijke cijfers niet meer aanwezig waren. De middelbare fout zal echter niet veel verschillen van die van de lengte van het 1ste loofblad, daar loofblad en bloemschacht bijna dezelfde lengte hebben.

De bloemen, die op 17 Febr. aan het openkomen waren, zijn op 31 Maart uitgebloeid; op de volgende twee data dragen de bloemstengels vruchten. 22 Juni zijn de bloemstengels afgestorven. In de maanden Maart en April wordt het schedeblad (tabel 1, <sup>III</sup>) niet meer langer; in Mei blijkt de bovenzijde reeds afgestorven te zijn. De loofbladen nemen daarentegen tot Juni nog in lengte toe. Dan begint het loof af te sterven; op 22 Juni heeft zich dit proces voltooid. De bases van de afsplitsingen hebben intussen reeds ongeveer sedert Maart de functie van reserve-orgaan op zich genomen. Na het afsterven van de bovenaardse delen zijn genoemde bases dan tot de twee rokken en de schub geworden, die de groeiende en de strekkende knoppen van de volgende jaarcyclus voedsel zullen toevoeren. We willen er hier nog op wijzen, dat het afzetten van dit reservevoedsel reeds vroegtijdig begint. Zo vonden we b.v. in het schedeblad reeds zetmeel in November en in de basis van het eerste loofblad in December.

Bij het gebruik van tabel 1 vestigen we er de aandacht op, dat boven de horizontale streep de cijfers van 1932 staan, terwijl de er onder geplaatste die van 1935 aangeven. Daar de datum van de eerste fixering in 1935 enige dagen eerder werd gekozen dan de laatste fixering in 1932, kunnen we deze gegevens goed aan elkaar laten aansluiten. Men merkt op, dat in 1935 in Juni de afsplitsingen iets korter zijn (samenhangend waarschijnlijk met andere uitwendige omstandigheden), maar overigens is het voor ons doel mogelijk de cijfers als een doorgaande reeks in beschouwing te nemen. De aanvulling van het materiaal in 1935 was nodig, daar voor de vaststelling van de gehele periodieke ontwikkeling in 1932 niet genoeg gegevens bleken aanwezig te zijn. Voor de grafiek (fig. 1), die bij deze tabel aansluit, hebben we de gemiddelde lengtegroei per dag van schedeblad, eerste loofblad en bloemschacht berekend in procenten van de lengte in het begin van elk tijdsinterval (tabel 1). Eerst zijn afgezet de waarden van 1932 van schedeblad <sup>IV</sup>, loofblad <sup>IV</sup> en bloemschacht <sup>IV</sup>, vervolgens die van 1935; daarna treft men die van dezelfde afsplitsingen <sup>III</sup> in 1932 aan. Deze laatste zijn een generatie ouder; in de tijd dat in 1932 in de bol de eerste ontwikkeling plaats grijpt, heeft de oudere generatie reeds bijna zijn volle wasdom bereikt en zal spoedig daarna afsterven. Voor het algemene verloop van de groei kunnen we deze curven als aansluitend bezien.

Gaan we thans na wat er in de oksel van de verschillende afsplitsingen, die we hierboven beschreven, gevormd is. Op 17 Febr. vinden we in het schedeblad nog niets aangelegd. In de oksel van het eerste loofblad treffen we echter wel een knopje aan, dat een gem. lengte van 0,77 mm heeft. Bij het meten van de grootte van de knop leggen we feitelijk de lengte van het schedeblad, dat de eerste afsplitsing van deze knop is, vast (tabel 1, HKN<sup>IV</sup>1 en schedeblad <sup>IV</sup> en fig. 14 SB (NVP)). Dit blad is rondom geheel gesloten en meestal overal even hoog.

Aan de vorm van de top kunnen we vaststellen, dat dit schedebled *niet geadosseerd* staat. Op 31 Maart zien we dat de knop weinig gegroeid is (tabel 1 en fig. 1, 0,27 %), op 22 April, 12 Mei en 1 Juni blijkt een toeneming van de lengte met 2,1 %, 1,6 % en 2,0 % te hebben plaats gehad. Op 22 Juni, als de bovengrondse loofbladen afgestorven zijn, is de groei teruggelopen tot 0,81 %. Op 31 Juli is ze weer iets toegenomen, nl. 1,7 %. In de laatste week van Augustus worden de bolletjes geplant; de groei wordt dan weer gestimuleerd (5 %), terwijl de knop op 9 Oct. nog een groei van 4 % en op 6 Nov. een van 3,6 % laat zien. Op 13 Dec. blijkt de groei afgenomen te zijn. Het schedebled neemt daarna vrijwel niet meer in lengte toe. Op 12 Mei sterft het bovenstuk af, zoals we dat in de tabel onder hoofdknop III vinden.

De klisters, die we in de oksel van de schedebleden aantreffen, worden pas vrij laat gevormd. Het zal nog tot September duren, eer we in de oksel van het schedebled van een van de tien onderzochte bollen een vegetatiepunt aantreffen. Op 9 Oct. vinden we er weer één; op 6 Nov. in drie en op 12 Dec. in zeven van de tien bollen. In April daaropvolgend is in de oksel van bijna ieder schedebled een groeipunt aangelegd. Afsplitsingen zijn dan echter nog niet gevormd. De eerste afsplitsing van deze vegetatiepunten staat geadosseerd. Van Mei tot Juni worden er gemiddeld per bol 2-3 afsplitsingen gevormd (tabel 1, zesde kolom), terwijl dit aantal vervolgens toeneemt. In December tellen we er vijf. Ook komt het wel eens voor, dat na 2 afsplitsingen een bloem aangelegd wordt (tabel 1, 9 October, zesde kolom). We zien deze knoppen in lengte toenemen. In Dec. zijn ze gemiddeld reeds 52,40 mm lang. De klisters lopen dan ook altijd om deze tijd verder uit. De loofbladen boven de grond komend voeren zoveel voedsel aan, dat de bases van de afsplitsingen verdikt worden en zo de bolletjes vormen, die weer een zelfstandige levenscyclus kunnen beginnen. Vergelijken we de okselknoppen van het schedebled en het eerste loofblad (hoofdknop), dan zien we dat de ontwikkeling zeer verschillend is. Bij het schedebled duurt het acht maanden voor alle groeipunten in de oksels aangelegd zijn, terwijl deze aanleg van de hoofdknop in drie weken voltrokken is. In de loop van hetzelfde jaar vormt deze laatste drie afsplitsingen. En in de tijd dat de okselknoppen in het schedebled nog niet eens alle aangelegd zijn, is de hoofdknop reeds aan bloemvorming toe. Op de wijze en de tijd van het ontstaan van deze hoofdknop komen we later terug (blz. 110).

Het eerste loofblad (L1), dat op het schedebled in de hoofdknop volgt, is niet overal even hoog; de voorzijde vormt maar een laag randje (fig. 4), terwijl de rugzijde, zoals uit tabel 1, reeks L IV, blijkt, op 17 Febr. 0,52 mm hoog is. De groei van dit loofblad is in de eerste opeenvolgende maanden vrijwel gelijk aan die van het schedebled (fig. 1). De bladstand is  $\frac{1}{2}$ . Binnen het eerste loofblad vinden we het tweede loofblad als een dikke rand op de hellende zijde van het groeipunt. Op 31 Maart is dit loofblad bezig zich af te splitsen; op 22 April is deze afsplitsing meestal overal zelfstandig geworden. Zoals we reeds weten, is dit tweede loofblad aan de basis niet gesloten. Nadat dit halfomlopende blad gevormd is, zien we een verandering in het vegetatiepunt optreden. Zodra deze verandering intreedt, wordt het *bladvormende stadium van de ontwikkeling* afgesloten (Stadium I). In deze periode was het groeipunt op doorsnede ellipsvormig en bol met schuin aflopende zijden, terwijl het leek of de afsplitsingen tegen de zijden gevormd werden (fig. 4 ZVP<sup>11</sup>). Het vegetatiepunt wordt nu hoger en breder, terwijl de zijden meer loodrecht staan. *Het bloemvormende stadium heeft zijn intrede gedaan*. Om deze vormverandering te laten zien, geven we twee

figuren: Stad. I-II (fig. 5) geeft de overgang weer tot het zuivere Stadium II (fig. 6). Op het hooggeworden groeipunt zien we aan één zijde een primordium ontstaan (fig. 7, Stad. II<sup>+</sup>). Dit is de aanleg van het eerste spathablade (SPL1). Deze uitbocht zien we uitgroeien tot een afsplitsing (fig. 8, SPL1), terwijl we aan de andere zijde ondertussen het primordium van het tweede spathablade (SPL2) zien ontstaan (Stad. II-III). Deze twee primordia ontstaan dus loodrecht op de richting van de afgesplitste schede- en loofbladen en worden niet meer gevormd tegen de zijden van het groeipunt. Deze spathabladen groeien uit tot kopies (Stad. III, fig. 9), die elkaar later in 't midden raken; de bases groeien op tot een gesloten koker en vormen met de kopies de spatha. De toppen blijven gescheiden (fig. 17); ze groeien nog wat verder uit en ten slotte ligt de laatst aangelegde kop, die het grootst is geworden, een eindje over de andere heen.

Uit de wijze van ontstaan blijkt duidelijk, dat de spatha oorspronkelijk zich ontwikkelt uit twee primordia, die na elkaar aangelegd worden en wier bases los van elkaar zijn. Bij *Galanthus nivalis* Scharlokii vormen twee blaadjes de spatha (BOWLES 1918-1919); deze twee spathabladen zijn dus niet verbonden door een dunne membraan, zoals we dit bij de gewone *Galanthus nivalis* aantreffen. Bij deze laatste wordt dan ook bij het opengaan van de bloem het vliezige weefsel aan één zijde over  $\pm 1$  cm verscheurd. BOWLES meent dat de Scharlokii zeer goed een oude vorm kan zijn, die niet meer constant is; in sommige jaren verschijnen er nl. bloemen met een spatha, waarvan de bladen voor de helft min of meer verbonden zijn. SCHUMANN (1890) wijst ook op het gespleten zijn van deze spatha in volwassen toestand, terwijl ook ASCHERSON en GRAEBNER (1906) op de aan de voet verbonden spathabladen bij deze variëteit de aandacht vestigen.

Volgens IRMISCH (1850) zou de spatha uit twee bladen bestaan, die later met elkaar vergroeien. Dit is niet juist uitgedrukt; hierboven hebben we reeds beschreven hoe de gemeenschappelijke basis uit het vegetatiepunt omhoog groeit en zo de los aangelegde spathabladen met elkaar binding geeft.

Bij de behandeling van de orgaanvorming van *Leucojum aestivum* (LUYTEN en VAN WAVEREN, 1938) hebben wij ook bij deze *Amaryllidaceae* de aanleg van twee na elkaar gevormde primordia van de spathabladen laten zien. We kunnen er mee volstaan naar deze bespreking van de literatuur te verwijzen (EICHLER, (1875), BAKER (1888), PAX (1930), HUISMAN en HARTSEMA (1933)).

Ongeveer terzelfder tijd, dat Stadium II bereikt wordt, zien we aan de voet van het eindgroeipunt, in de oksel van het eerste, dus voorlaatste loofblad, een vlek, die na kleuring licht tegen de omgeving afsteekt (fig. 6, NVP). We troffen dit vegetatiepunt op 22 April bij een groot gedeelte van de onderzochte bollen aan. Het is het nieuwe hoofdvegetatiepunt, dat we geleidelijk aan dikker en groter zullen zien worden. (fig. 7, 8, 9, 10, 12). Dit groeipunt (tabel 1, HKNV) zullen we het volgende jaar (1933) terug vinden als de jonge hoofdknop, die we nu van 1932 aan 't beschrijven zijn. Zoals uit tabel 1 blijkt, beginnen in Juni de eerste afsplitsingen te komen; op 31 Juli hebben alle groeipunten één afsplitsing, d.i. dus het schedeblad, terwijl de lengte dan gemiddeld reeds 0,35 mm is. In December zijn in de onderzochte bollen alle afsplitsingen, d.z. schedeblad + twee loofbladen, gevormd. De gemiddelde lengte is dan 0,8 mm (tabel 1). In Maart daaropvolgend begint de vorming van de bloem, die 11 maanden later in Febr. (1934) zal bloeien. In aansluiting op het ontstaan van de okselknop in het eerste loofblad, is het belangrijk op te merken, dat in de oksel van het halfomlopende blad dikwijls een tweede bloemprimordium ligt. Vaak komt dit niet verder dan een glad bolvormig vegetatiepunt, maar soms worden de spathabladen en bloemdek-

bladen (fig. 18, BL<sup>II</sup>2) gevormd. Tweemaal hebben wij bij het onderzochte materiaal geconstateerd, dat dit primordium tot eer. bloeiende of bloeibare bloem (BL<sup>III</sup>2, fig. 3, 6 Nov. 1935) uitgroeide. We zien in de figuur de in knop zijnde bloem aan de reeds iets gestrekte bloemstengel (BLT<sup>III</sup>2) staan in de oksel van het litteken van het halfomlopende loofblad (LL<sup>II</sup>2, naast het litteken van de afgesneden bloemstengel (LBTL<sup>II</sup>1). Komen twee bloemen in bloei, dan staan dus twee bloemen van verschillende takgeneraties naast elkaar. In het midden (LBTL<sup>II</sup>1) ligt de bloemschacht <sup>II</sup>1 (lengte 53,5 mm), gevormd uit het eindgroeipunt, dat bij deze bloemvorming opgebruikt werd en daarnaast staat de bloemschacht <sup>III</sup>2 (lengte 32,8 mm), die uit de oksel van het tweede loofblad van dezelfde takgeneratie ontstaat. Doordat deze bloem uit een zijvegetatiepunt zich ontwikkelt, hoort hij echter tot een latere takgeneratie. Alles wat deel uitmaakt van één takgeneratie vindt men in de figuren steeds met eenzelfde Romeinse cijfer aangeduid. Ook in fig. 2 kan men zien hoe de bloemen van verschillende takgeneraties in eenzelfde jaar bloeien. In tabel 2 vinden we het aantal vliezig geworden tweede bloemen (BL<sup>IV</sup>2) aangegeven, die in de oksel van het tweede

TABEL 2

*Aantal 2de bloemprimordia in de uitgelopen hoofdknop III en in de hoofdknop IV*

Datum	1931 2de bloemen BL <sup>IV</sup> 2	1932 2de bloemen BL <sup>V</sup> 2	Aantal onderzochte bollen
1932			
17 Februari . . . . .	1		10
31 Maart . . . . .	1		20
22 April . . . . .	1		20
12 Mei . . . . .		12	20
1 Juni . . . . .	2	17	19
22 Juni . . . . .		10	20

loofblad aangelegd waren en dus in 1932 hadden kunnen bloeien. Ook zijn in de tabel de tweede bloemen (BL<sup>V</sup>2) aangegeven, die in 1932 gevormd zijn en die we bij het openmaken van de hoofdknop<sup>IV</sup> in aanleg aantreffen. Men ziet dat in meer dan de helft der bollen zo'n bloemprimordium te vinden is. Op 12 Mei zien we dit groeipunt voor de tweede bloem als een smal randje of vaag walletje in de oksel liggen (fig. 11 ZVP (BL 2)). Soms wordt het alleen door kleuring zichtbaar. Op 1 Juni is het groeipunt al iets meer ontwikkeld en gemakkelijker te vinden (fig. 13 ZVP (BL 2)). BOWLES (1918) vertelt van *Galanthus caasicus grandis* o.a. „Each bulb, when strong, produces a second flower between the pair of leaves”. Waarschijnlijk is dit de bovengenoemde bloem, die hier bij deze variëteit in elke flinke bol tot volle ontwikkeling komt.

Over de aanleg en de plaatsing van de hoofdknop zijn verschillende onderzoekers het niet eens. Er is strijd over de vraag of het hoofdvegetatiepunt een eind- of een zijvegetatiepunt is, waarmee de vraag weer samenhangt of de eerste bloem door het eind- of door het zijvegetatiepunt gevormd wordt, met andere woorden of de bolstoel als een monopodium dan wel als een sympodium opgevat moet worden.

Voor de eerste opvatting pleiten:

1° IRMISCH (1850). Hij besluit uit het niet geadoosseerd zijn van de eerste afsplitsing van de hoofdknop, dat deze knop geen okselknop kan zijn. Dit niet

geadosseerd zijn zou volgens hem zeer ongewoon voor de Monocotylen zijn. Hij beschouwt dus deze knop als een terminale, waarbij het schedebled alterneert met het halfomlopende loofblad. Volgens zijn opvatting staat de bloemstengel in het halfomlopende blad. Uit deze opmerkingen blijkt, dat IRMISCH niet naar de eerste aanleg van deze knop gekeken heeft, maar pas aan het beschrijven is gegaan toen de ontwikkeling reeds een eind was voortgeschreden. De afsplitsingen lijken dan anders te liggen dan ze aangelegd zijn. Dat het niet geadosseerd staan van de eerste afsplitsing van een zijknop iets zeer ongewoons zou zijn, vervalt als argument, omdat dit bij verschillende *Amaryllidaceae* voorkomt, o.a. bij *Amaryllis belladonna* (HARTSEMA en LEUPEN, 1942), *Leucojum aestivum* (LUYTEN en VAN WAVEREN, 1938), *Narcissus pseudonarcissus* (HUISMAN en HARTSEMA, 1933), en *Nerine* (LUYTEN, nog niet gepubliceerd).

Verder zegt IRMISCH: „manchmal umfasst das oberste Laubblatt mit seinem untersten Rande das Knöpfchen, wann gleich nur ganz wenig“. Wanneer we echter het hoofdgroei punt bekijken, ten tijde van de eerste aanleg, dan zien we zo'n omvatting nimmer. De uiteinden van de denkbeeldige lijn, die de uiteinden van het halfomlopende loofblad (L2) zou verbinden, loopt juist tussen het bloemvormende vegetatiepunt en het nieuwe groei punt. Mocht IRMISCH in veel latere ontwikkeling toch zo'n omvatting hebben gezien, dan moet deze secundair door uitgroeien van de randen ontstaan zijn. Als argument vervalt het hiermede.

2° BRAUN (1850 en 1853) zegt dat elke jaargeneratie bestaat uit één schedebled. één loofblad met schede en één loofblad zonder schede, die in halve bladstand staan, dat de bloem ontstaat uit de oksel van het tweede loofblad als een tak, terwijl de eindspruit later zelf weer een schedebled en twee loofbladen gaat vormen. Uit de figuur, die hij bijvoegt (1853) is te zien, dat hij een onjuiste voorstelling van deze ontwikkeling heeft.

3° OUDEMANS (1865 en 1874) meent evenzo op te merken, dat de bloemstengel in de oksel van het hoogste loofblad staat en dat de hoofdknop (die welke het volgende jaar bloeien zal) de as van het lopende jaar afsluit.

4° Ook EICHLER (1895) ziet de bloem als een axillaire vorming. Uit dit inzicht voortvloeiend beschouwt hij de spathabliden als twee transversaal geplaatste voorbladen. Het diagram is dienovereenkomstig opgesteld.

5° CHURCH (1906) beschrijft de bol ook als een monopodium, waarbij de bloem in de oksel van het tweede loofblad staat. In een noot geeft hij echter aan, dat over de mogelijkheid, dat de bol een sympodium is, te discuten zou zijn. Volgens hem kan men de feiten op verschillende wijzen uitleggen. Hij beziet het 't gemakkelijkste in de tijd van bloei, vindt het dan echter moeilijk om de wijze van ontstaan van de knop vast te stellen. Bij onze beschrijving zal blijken, dat wanneer men naar het eerste ontstaan kijkt, dit geen moeilijkheden biedt. Ook op het voorkomen van twee bloemen, die hem ten slotte weer tot het monopodiale standpunt doen overhellen, komen we later terug.

6° BOS (1920) neemt ook dit standpunt in. Argumenten worden niet genoemd, maar uit zijn beschrijving blijkt wel, dat hij geen eigen standpunt inneemt, maar REINDERS (1918) volgt.

7° PAX en HOFFMANN (1930) zeggen, dat men bij verschillende *Amaryllidaceae* met bolgroei zoals *Crinum*, *Hessee*, *Haemanthus*, *Nerine*, schijnbaar met een monopodium te maken heeft; ze hebben echter sympodiale groei. De bollen van *Galanthus*, *Leucojum* en *Narcissus* zijn echter zeker monopodia.

8° BREMEKAMP (1937). HARTSEMA en LEUPEN (1942) vestigden er reeds de aandacht op, dat BREMEKAMP bij de Amaryllideeën drie groepen onderscheidt, waar-



van de eerste twee groepen een axillaire en de derde groep een terminale bloem (o.a. *Hippeastrum*) zou dragen. Zo ver wij echter vertegenwoordigers van de eerste twee groepen onderzochten, kwamen wij steeds tot de conclusie, dat de bloeiwijze de terminale afsluiting is. Bij de tweede groep noemt BREMEKAMP *Galanthus*, *Leucojum* (LUYTEN en VAN WAVEREN, 1938) en *Narcissus* (HUISMAN en HARTSEMA, 1933). De laatste twee werden uitvoerig in de aangehaalde publicaties beschreven.

9° SCHOUTE (1943) schrijft over het sneeuwkllokje in het Leerboek der Algemene Plantkunde (Deel I, p. 14): „Bovendien is uit den regelmatigen stand van al die deelen *onweerlegbaar* (curs. van ons) af te leiden, dat het kleine knopje, ondanks zijn schijnbare enigszins zijdelingse positie de eindknop is van de bol, en dat de bloem een zijtak is uit de oksel van het bovenste loofblad”. Ook neemt hij de foutieve tekening van BRAUN (1853) over tot staving van zijn opvatting.

10° REINDERS (1944, 1949) behoorde in 1944 tot de groep, die het monopodium voorstaat; ook hij verdedigde de bloem als axillaire groeischacht, terwijl hetzelfde eindgroeipunt ieder jaar de schede- en loofbladen zou vormen. In 1949 beschrijft en verdedigt hij eerst beide hierboven genoemde opvattingen uitvoerig zonder een keuze te doen, maar eindigt tenslotte, naar aanleiding van waarnemingen bij goed gevoede bollen met twee bloemstengels, met het monopodium als enige oplossing te geven. Wij komen hierop nader terug.

SCHUMANN (1890) beschouwt echter evenals wij zulks doen, de bolstoel als een *sympodium*. Ook hij komt tot deze opvatting door het allereerste ontstaan van bloem en hoofdgroeipunt op te zoeken en de ontwikkeling daarvan op dicht opeenvolgende tijden te vervolgen. Immers dan is het alleen mogelijk vast te stellen, hoe de samenstelling van een gewas ontstaan is; alleen het ontogenetisch onderzoek geeft zakelijk antwoord op deze vragen. De hierboven genoemde onderzoekers hebben echter òf alleen naar het uitgegroeide bolgewas gekeken òf naar bloem- en groeipunten, wanneer deze reeds een heel eind ontwikkeld zijn. Het blijkt, dat men aldus verkeerde conclusies trekt. Ook kan men zo verschillende organen, die wel aangelegd worden, maar spoedig weer te loor gaan en die bij kunnen dragen tot verheldering van het inzicht, over het hoofd zien.

Zo leert het ontogenetisch onderzoek ons, dat het bladafsplitsende groeipunt overgaat tot de vorming van de bloem en dat, wanneer dit primordium voor de bloem zich verheft en vergroot er nog geen zijgroeipunt bestaat, maar dat dit pas kort daarop in de oksel van het eerste loofblad zichtbaar wordt (fig. 6, 7). Het nieuwe groeipunt *ontstaat* dus uit de voet van het *bestaande* eindgroeipunt, wanneer dit reeds na sterke vergroting tot bloemvorming is overgegaan. Dit nieuwe groeipunt staat in de oksel van het voorlaatste loofblad.

Het enige bezwaar tegen onze opvatting (REINDERS, 1949, pag. 221) zou moeten zijn, dat de eerste afsplitsing van de hoofdknop in het eerste loofblad niet geadooserd staat, maar dit komt zoals we reeds hierboven beschreven, veel voor en is uit morphologisch oogpunt geen voldoende weerlegging. SCHUMANN (1890, p. 69) waarschuwt reeds: „Die Gefahr, dass man aus Analogien zu weit schliessen kann liegt sehr nahe und diese Klippe ist von den Morphologen, die sich hauptsächlich dieser Schlussmethode bedienen haben, leider nur zu häufig nicht vermieden worden. Anstatt zu untersuchen, wie die Sache liegt, schloss man, während doch gerade die Untersuchung der gegebenen Verhältnisse eine besondere Förderung der exacten Wissenschaften sein soll. Man ist aber sogar über dieses Ziel noch hinausgegangen. Eher als man von den Analogieschlüsse

ab zu weichen geneigt war, nahm man an, das Bild welche das reale Object bietet, ist nur eine Täuschung, eine Vorspiegelung der Natur, das wahre Wesen der Dinge ist so, wie dasselbe aus den Analogien construiert wird."

Van veel meer belang is de ontstaanswijze. Wij zien geen enkel bezwaar tegen onze morphologische opvatting als wij de *overgang tot het bloemprimordium en het ontstaan van het nieuwe groeipunt* aanschouwen. Het is een nodeloos gewrongen voorstelling, indien men het bladvormende groeipunt, dat wij telkenmale nieuw zien ontstaan aan de voet van het bestaande oude groeipunt als één eeuwig blijvend bladvormend terminaal groeipunt wil beschouwen.

De omstandigheid, dat het groeipunt in het halfomlopende loofblad zich later tot een tweede bloem ontwikkelt, is een argument ten gunste van onze opvatting, dat de eerste bloem niet de okselknop van dit loofblad is. IRMISCH vermeldt, dat hij in de oksel van dit laatste loofblad, dus tussen laatste loofblad en bloem nooit iets gevonden heeft. Daar dat tweede bloemprimordium in de meeste gevallen na enig uitgroeien spoedig weer te gronde gaat, heeft IRMISCH dit niet opgemerkt, wat zeer goed mogelijk is, omdat hij eerst begon waar te nemen toen de ontwikkeling al een heel eind gevorderd was.

Ook het ontstaan van een okselknop in het eerste loofblad bij een nietbloeiende bol (blz. 106) pleit voor onze zienswijze.

Omstreeks December, wanneer het hoofdvegetatiepunt zich al tot een knop van gem. 0,8 mm ontwikkeld heeft (tabel 1, HKN<sup>V</sup>) en reeds 3 afsplitsingen gevormd heeft (tab. 1, afspl. HKN<sup>V</sup>), zien we aan de basis van de rugzijde, d.i. tussen eerste loofblad en knop soms nog een vegetatiepuntje ontstaan, fig. 19 VP (BKN). Dit groeipuntje, dat dus ook in de oksel van het eerste loofblad (LL1) staat, zien we uitgroeien tot een knopje met verschillende afsplitsingen. Fig. 20 BKN<sup>II</sup> toont ons zo'n knopje met drie phyllomen (PH<sup>II</sup>1, PH<sup>II</sup>2 en PH<sup>II</sup>3). Duidelijk zien we het liggen achter het hoofdvegetatiepunt (HKN<sup>II</sup>), dat zelf reeds bezig is de bloem aan te leggen. Direct valt het verschil in grootte en ontwikkeling op. Tevens zijn in de tekening de verschillende takgeneraties vastgelegd.

Deze, ongeveer in December aangelegde, tweede knop in de oksel van het eerste loofblad is te beschouwen als een *neerdalende seriale* bijknop. Voor Monocotylen is dit uitzonderlijk. Immers VELENÓWSKÝ (1907, blz. 685, DI II) geeft het voorkomen van seriale knoppen als kenmerk voor de Dicotylen en de collaterale voor die van de Monocotylen. Hij noemt echter als uitzondering de neerdalende seriale knop bij de *Dioscoreaceae* en bij *Smilax*, terwijl SCHOUTE (1918, blz. 329) zo'n uitzondering constateert bij *Aloë ciliaris*, waar bij een symposium in de oksel van het draagblad onder de uitgelopen hoofdknop nog een knop ligt. Volgens VELENÓWSKÝ (1907) is de plaatsing van de afsplitsingen in zo'n knop altijd gelijk aan die van de hoofdknop. Het blijkt echter dat op deze regel uitzonderingen kunnen bestaan. De eerste afsplitsing van de bijknop bij *Galanthus* b.v. is geadoosseerd in tegenstelling met de eerste van de hoofdknop (zie fig. 20).

Tabel 3 laat zien, hoeveel malen in het onderzochte materiaal een seriale bijknop onder de hoofdknop aangetroffen werd. Deze knoppen vonden wij in de bladresten van 1932; slechts één knop werd in Mei 1931 in de oksel van een vlezige rok (L1) aangetroffen. Op 13 Dec. '35 werden bij vijf van de tien bollen de aanwezigheid van seriale groeipunten geconstateerd.

TABEL 3      *Aangetroffen seriale bijknoppen*

Data	Seriale bijknoppen	Aantal bollen
1932		
17 Februari . . . . .	2	10
31 Maart . . . . .	5	20
22 April . . . . .	3	20
12 Mei . . . . .	3 + 1 ('31)	20
1 Juni . . . . .	6	19
22 Juni . . . . .	7	20
1935		
13 December . . . . .	5	10

Zij, die de eerste bloem als okselknop van het tweede loofblad opvatten, zullen waarschijnlijk de tweede bloem thans als seriale bijknop van deze knop willen beschouwen, naar analogie van de seriale bijknop in de oksel van het eerste loofblad. Dit is echter niet juist, daar wij bij de aanleg gezien hebben, dat het vegetatiepunt voor de tweede bloem in L2 gelijktijdig wordt aangelegd met het hoofdvegetatiepunt in L1.

De seriale bijknop (fig. 19, VP (BKN), 13 Dec.) ontstaat ongeveer 6 maanden later. Ons argument, ten gunste van het sympodium, berustend op het voorkomen van een vegetatiepunt (tweede bloem) in de oksel van het tweede loofblad, blijft dus van kracht.

In dit verband zij er op gewezen, dat SCHOUTE (1903) bij zijn studie over de stamvormende monocotylen beschrijft, hoe bij sommige de terminale bloeiwijze een voorteken is voor langzaam afsterven, maar dat bij andere (*Dracaena*, *Yucca*, *Aloë* spp.) het juist de voorwaarde is tot verdere groei. Want in de oksel van de hoogste bladen van de stam vormen zich één of verschillende, meestal twee nieuwe knoppen. Zo is dus de *bloeiwijze* de aanleiding tot vertakking. Een noodzakelijke voorwaarde is het niet; want WRIGHT beschrijft een vertakking bij enige, een paar maanden oude, kiemplanten van *Dracaena reflexa*. Ook bij deze stamvormende monocotylen vinden wij dus sympodiale bouw.

Nu wij gedurende de ontwikkelingsgang het ontstaan van eindbloem, tweede bloem, hoofdknop, seriale bijknop, etc. vastgelegd hebben, kunnen wij thans de in de literatuur beschreven gevallen, die moeilijkheden geven, met voldoende zekerheid verklaren. STENZEL (1890) die in zijn verhandeling (blz. 24-25) o.a. de toeneming en afnemning van het aantal bloemdekbladen, meeldraden, vruchtbladen e.d. afwijkingen bespreekt, behandelt daarbij ook een uit herbariummateriaal afkomstige bol, die drie bloemen had. Uit de afbeelding krijgen wij de indruk, dat de krachtige rechtopgaande stengel de eindbloem is, terwijl de daarnaast staande iets neerbuigende bloemstengel de tweede bloem is, die in de oksel van het halfomlopende tweede loofblad staat. De derde bloem, die lager uit de bol komt, zou de bloem van een klister of van een neerdalende seriale knop van het vorige jaar kunnen zijn.

Typisch is het, dat vele van deze zgn. moeilijke gevallen aangetroffen worden bij zeer goed gevoede bollen. De onderzoekers zien dan afwijkingen, die ze niet thuis kunnen brengen, veelal omdat ze alleen naar de vergevorderde ontwikkelingstoestand in de bol of naar volgroeide bollen hebben gekeken. Door de goede voeding zullen echter vele aangelegde primordia, die normaal meestal ver-

loren gaan, uitgroeien of zich sneller ontwikkelen. Door deze samenloop is 't voor de onderzoekers moeilijk zulke gevallen later juist te interpreteren. Deze gevallen blijken echter tot nu toe steeds in het sympodiale schema te passen.

Zo vond Church (1908) bij zulke doorvoede bollen twee bloemstengels met er tussen een knop, die vegetatief is. Hij geeft hiervan een tekening (zie aldaar de overlangse doorsnede fig. 5) en zegt: „In such case it is difficult to reject the conclusion, that both the foliage leaves substand axillary flowers, since the two flower-shoots cannot both be terminal and one is quite as much as the other” en concludeert dus tot een monopodium. Toch is deze bol een sympodium; de bloemstengel fl 1 is van de eindbloem; de vegetatieve knop is de okselknop van het eerste loofblad (2), terwijl de bloemstengel (fl 2) bij de bloem behoort, die door het vegetatiepunt van de neerdalende seriale knop van de hoofdknop gevormd is. Door de sterke voeding heeft deze zich direct tot bloem ontwikkeld en is tegelijk met de eindbloem uitgekomen. Wanneer de bollen niet extra gevoed worden, zien we de seriale knop zich langzaam ontwikkelen. Wordt echter door het vegetatiepunt direct een bloem gevormd, dan kan deze zich bij goede voeding snel ontwikkelen en gaan bloeien. Men heeft dan dezelfde rangschikking als bij onze figuur 20, waar de hoofdknop tussen bloemstengel en seriale knop ligt.

Het is jammer, dat ook REINDERS (1949, pag. 221) door waarneming aan „zeer zware, overvoede” bollen weer teruggekeerd is naar de monopodiale opvatting van ALEXANDER BRAUN. Hij bespreekt zijn, in het Handboek der Algemene Plantkunde voorkomende, fig. 265, 1-3, waarbij hij aangeeft, dat B (= basis van eerste loofblad) niet het hoofdplot (hl) zou dragen, maar een klister (2B) met geadosseerd voorblad. Dit is volgens ons niet juist. Het hoofdplot, d.i. de hoofdknop staat in de oksel van het eerste loofblad B, maar heeft een neerdalende seriale bijknop (zB, fig. 263.3) bij zich. Zoals onze preparaten uitwezen, begint de seriale knop, zo deze vegetatief is, met de afsplitsing van een geadosseerd voorblad. Het tweede halfomlopende loofblad (rok C) heeft volgens REINDERS in zijn oksel twee bloembases; een van de eerste okselbloem van het monopodiale systeem, terwijl de tweede van een neerdalende seriale bijbloem zou zijn. Ook dit zien we anders. De tegen het hoofdplot liggende bloembasis is die van de bloemstengel van de eindbloem, terwijl de bloemstengelvoet daarnaast die van de tweede bloem is, die in de oksel van het halfomlopende tweede loofblad (C) heeft gestaan. Deze goed doorvoede bollen zijn normale bollen met sympodiale bouw, waarvan alle onderdelen precies in het systeem passen. De betreffende verschijnselen zijn dus niet in strijd met onze opvatting, maar vullen deze integendeel aan. De schema's die REINDERS opstelt, geven dus o.i. niet de ware toestand weer; immers het sympodiale schema is niet volledig, terwijl het monopodiale, dat hij voor het juiste houdt, op waarnemingen bij volwassen bollen berust. Wij geven hierbij het schema (fig. 2) voor de sympodiale bouw van *Galanthus*, zoals dit uit ons onderzoek volgt.

Gaan we nu verder met de beschrijving van de bloemvorming. Na de aanleg van de spatha worden de drie tepalen van de eerste krans (TI) gevormd (fig. 10). De eerste tepaal ontstaat midden tussen de beide spathabladen en wel aan de zijde van het nieuwe hoofdvegetatiepunt (NVP). De tweede tepaal komt recht tegenover de eerste en de derde juist onder de kap van het laatst aangelegde spathablad. Als de eerste krans tepalen (TI) is aangelegd, verkeert de bloem-aanleg in Stad. IV. Onze fig. 10 is Stad. IV<sup>-</sup>, daar twee van de drie primordia nog niet geheel zelfstandig zijn. Draaien we hetzelfde object 180° om, dan aanschou-

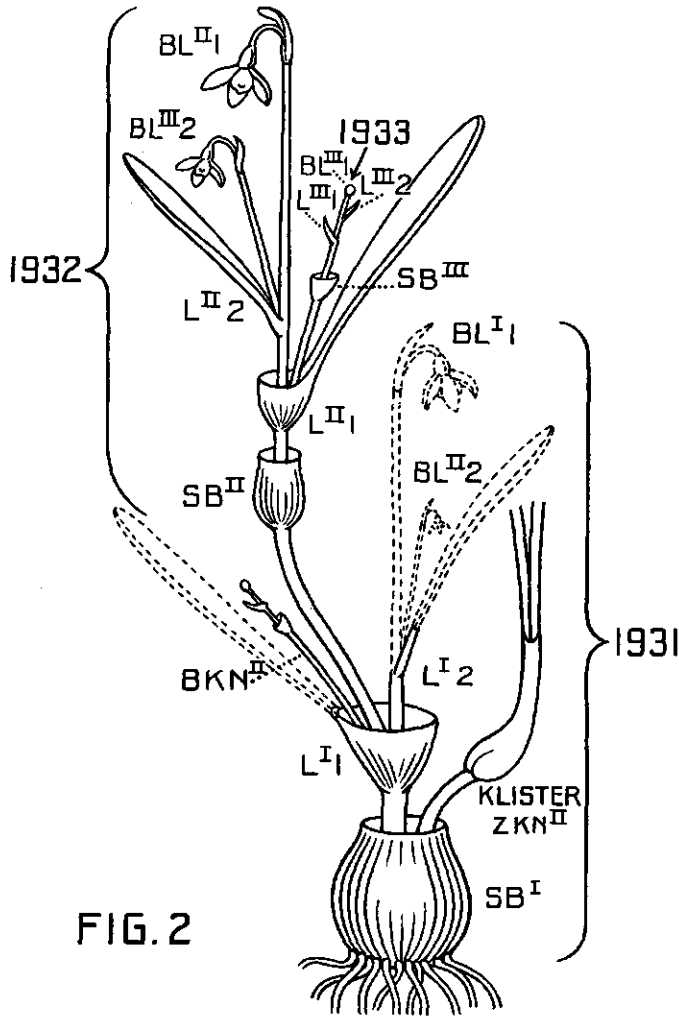


FIG. 2

Schematische voorstelling van de sympodiale bouw van *Galanthus nivalis* in Februari

wen we het vegetatiepunt, dat tot de tweede bloem zal uitgroeien: ZVP (BL2). Onder onze objecten konden wij er geen vinden, dat de aanleg van de tweede krans tepalen (TII), die afwisselend met de eerste komt te staan (Stad. V), toonde. In fig. 12 zien we echter wel beide kransen; de primordia zijn reeds tot kleine tepalen uitgroeid (T I; T II). Verder vinden we in dit getekende preparaat de primordia van de eerste krans meeldraden (MI), die vóór de tepalen van de eerste krans liggen, terwijl we de primordia van de tweede krans meeldraden (MII) als een ring zien opkomen. Daar echter de eerste krans meeldraden nog niet geheel zelfstandig is, noemen we deze ontwikkelingstoestand Stad. VI-. Fig. 13 laat de tweede krans meeldraden als afzonderlijke primordia, staande voor de tweede krans tepalen, zien. Daar één primordium nog aan de kleine kant

is, noemen we dit Stad. VII<sup>-</sup>. Zijn de vier kransen (TI, TII, MI, MII) geheel zelfstandig, dan is Stad. VII bereikt (fig. 14). We merken op, dat de primordia van de tweede krans meeldraden groter zijn dan die van de eerste krans. Het NVP in de oksel van het tweede loofblad heeft reeds het schedblad (SB) gevormd. Nadat alle meeldraden zijn aangelegd, worden er gedurende enige tijd geen nieuwe organen gevormd. Daarna begint de aanleg van de drie vruchtbladen. In fig. 15 treffen we deze aan als drie kleine hoefijzers (VD) vóór de primordia van de buitenste krans meeldraden (Stad. VII-VIII), terwijl ze in fig. 16 volgroeid zijn (Stad. VIII); ze zijn zo ver voorover gebogen, dat ze elkaar met hun top en zijden raken. Deze primordia zullen later de stempel vormen.

Snijden we de bloemas onder de bloem in de lengte door, dan kunnen we zien hoe het onderstandige vruchtbeginsel wordt gevormd. De vruchtbladen omgeven een open ruimte, die van boven naar beneden nauwer wordt, tot op de bodem van het vruchtbeginsel, waar de randen van de vruchtbladen elkaar raken. De vruchtbladen vormen nisachtige holten, die van boven afgedekt zijn door de kapjes van de stempel. De rugzijde van de vruchtbladen vormen met de bloemas één doorlopend weefsel, zonder duidelijke scheidingswand er tussen.

Na aangelegd te zijn gaat het vruchtbeginsel zich strekken. Het lijkt dan of het in zijn geheel omhoog geschoven wordt. Waarschijnlijk ligt in de basis van het vruchtbeginsel een cellaag, waarin nog celdelingen kunnen plaats hebben.

Datzelfde omhoogschuiven geschiedt ook met de stempel, nadat Stad. VIII bereikt is. Hier schijnt een ringvormig meristeem te liggen op de bovengrens van bloembodem en vruchtbeginsel. De nieuw gevormde cellagen groeien snel uit tot een buis, die de stijl vormt (Stad. VIII<sup>+</sup>).

Hieronder laten we de indeling van de stadia nog eens volgen:

Stadium I. Schedblad- en loofbladafplitsing; groeipunt bol met schuin-aflopende zijden en in doorsnede ellipsvormig (fig. 4).

„ II. Omhoogkomen en brederworden van vegetatiepunt (fig. 6).  
Vorming van hoofdvegetatiepunt in L1.

„ III. De beide spathabladeren zijn zelfstandig geworden (fig. 9).

„ IV. De tepalen van de eerste krans zijn zelfstandig (fig. 10 en 11).

„ V. De tepalen van de tweede krans zijn zelfstandig (fig. 12).

„ VI. De meeldraden van de eerste krans zijn zelfstandig.

„ VII. De meeldraden van de tweede krans zijn zelfstandig (fig. 14).

„ VIII. Ontstaan en ontwikkeling van de vruchtbladen (fig. 15 en 16).  
Stad. VIII<sup>+</sup>. Vorming van de stijl.

Dat de stadia bij de aanleg van de kransen (IV, V, VI en VII) zeer snel op elkaar volgen, blijkt uit tabel 4. Deze aanleg had in 1932 tussen 12 Mei en 1 Juni plaats.

CHURCH (1908) beschrijft ook de ontwikkeling van de bloem. Ook hij vindt, dat de twee spathabladeren en de drie primordia van de eerste krans na elkaar gevormd worden. Deze twee en drie primordia staan in een asymmetrische spiraal, terwijl bij de kransen, die afwisselend staan, een symmetrische aanleg te zien is. Volgens hem zou de eerste asymmetrische bouw een divergentie van ongeveer 137° laten zien, d.w.z. de hoek van een normale asymmetrische bladstand. CHURCH geeft alleen bij de ontwikkeling van de oudere bloempjes de tijd aan (Juli en Augustus). De data of tijdsbepaling van de eerste aanleg en de vorming van de latere stadia worden echter niet genoemd.

REINDERS (1944, blz. 199) vermeldt, dat de bloemen tijdens de zomerrust gevormd worden, zodat ze in de herfst gereed liggen. Uit ons onderzoek is echter

TABEL 4 *Het voortschrijden der stadia bij Galanthus nivalis in 1932*

Data	17 Febr.	31 Maart	22 April	12 Mei	1 Juni	22 Juni
Aantal onderzochte bollen	10	20	20	20	19	9
I . . . . .	10	15	4	1		
I+ . . . . .		1	3			
I-II . . . . .		4	2			
II- . . . . .			1	1		
II . . . . .			4			
II+ . . . . .			5			
II-III . . . . .			1	4		
III- . . . . .				4		
III . . . . .				2		
III+ . . . . .				3		
III-IV . . . . .				4	1	
IV- . . . . .				1		
IV . . . . .						
IV+ . . . . .						
IV-V . . . . .						
V- . . . . .						
V . . . . .						
V+ . . . . .						
V-VI . . . . .						
VI- . . . . .					1	
VI . . . . .						
VI+ . . . . .						
VI-VII . . . . .						
VII- . . . . .					1	
VII . . . . .					11	1
VII+ . . . . .					1	1
VII-VIII . . . . .					3	
VIII- . . . . .					1	
VIII . . . . .						
VIII+ . . . . .						7

komen vast te staan, dat de bloem veel eerder gevormd wordt. Door de invloed van de uitwendige omstandigheden mag de aanleg in 't ene jaar iets ten opzichte van het andere jaar verschoven liggen, zeker is 't, dat de bloemaanleg in Maart begint en dat alle onderdelen van de bloem in Juni aangelegd zijn. Wat daarna komt, dus gedurende de zomer is meer een uitgroeien van bestaande phyllomen. Dit is van belang, omdat daarmee is komen vast te staan, dat ook bij het sneeuw-klokje de overgang van het vegetatieve in het generatieve stadium bij lage temperaturen plaats grijpt. Immers in Maart vinden we het eerste begin van bloemaanleg. In fig. 1 kunnen we de gemiddelde luchttemperaturen, die voor onze verdere beschouwingen van belang zijn, aflezen. We hebben uitgezet de gemiddelde, de gemiddelde maximale en gemiddelde minimale temperatuur gedurende telkens tien dagen te Naaldwijk. We kozen Naaldwijk, omdat dit de 't dichtst bij

Haarlem gelegen plaats is, waarover door het K.N.M.I. in zijn maandelijks overzichten gegevens worden verstrekt. Daar de bolletjes van *Galanthus* altijd ondiep, d.w.z. ongeveer 5 cm onder de oppervlakte geplant worden en daar uit andere cijfers van het K.N.M.I. over temperaturen bij zavelgronden blijkt, dat deze op 10 cm diepte in de koude maanden weinig verschillen van de gem. luchttemperaturen, kunnen we wel aannemen, dat in de tijd, dat het eerste begin van de bloemaanleg plaats grijpt, de grondtemperatuur op 5 cm diepte met de luchttemperatuur vrijwel zal overeenkomen. We zien dat in 1932 de bloemaanleg aanvangt, wanneer de laagste temperaturen  $-1^{\circ}$  en  $+1^{\circ}$  C zijn, terwijl deze dan overdag tot hoogstens  $8-11^{\circ}$  oplopen. Wanneer we de gemiddelde temperatuur tijdens de periode van de bloemaanleg nagaan, zien we dat deze in die periode tussen 3 en  $10^{\circ}$  (Maart en April) en tussen 9 en  $17^{\circ}$  (Mei en Juni) ligt. Het zou van belang zijn na te gaan, welke de optimale temperatuur voor de bloemaanleg is.

Ook hebben we in de grafiek de toeneming van de lengtegroei van het eerste loofblad en van die van de bloem vastgelegd. We zien dat deze groeicurven bijna parallel lopen. Het grootste verschil ligt bij de aanleg. Het eerste loofblad ontwikkelt zich geleidelijker in 't begin; de bloem groeit in korte tijd zeer snel (in Mei). Daarna gaat beider groei gelijk op, om in Aug.-September een maximum te bereiken. Vervolgens zien we een remmende invloed van de temperatuur optreden. Na Januari blijkt echter de inwendige verandering zo groot te zijn, dat een kleine temperatuurstijging, niettegenstaande de gemiddelde temperatuur nog laag is, de strekking van de loofbladen en de bloemstengel en ten slotte de bloei ten gevolge heeft. Na de bloei neemt de groei af, hoewel ze tot aan het verwelken toe aanwezig blijft.

De voornaamste resultaten van ons onderzoek zijn:

- 1° Door het vastleggen van het begin van de bloemaanleg was het mogelijk te bewijzen, dat de bol van *Galanthus* een sympodium is. Deze bouw wordt in een schema (fig. 2) weergegeven.
- 2° De bloemaanleg vindt plaats tussen Maart en eind Juni, hetgeen betekent, dat deze vorming vooral in 't begin bij lage temperatuur plaats heeft (gem. temp. in Maart en April (1932) tussen 3 en  $10^{\circ}$  C en in Mei en Juni tussen 9 en  $17^{\circ}$  C).
- 3° Daar de eerste bloem een eindbloem is, behoort de tweede bloem, die in de oksel van het tweede loofblad ligt, tot een latere takgeneratie.
- 4° Er worden neerdalende seriale bijknoppen aangelegd in de oksel van het eerste loofblad onder de hoofdknop.
- 5° De eerste afsplitsing van de seriale vegetatieve bijknop is geadosseerd, terwijl die van de hoofdknop niet geadosseerd is.

Wageningen, April 1952

#### LITTERATUUR

- BAKER, J. G., (1888). Handbook of the Amaryllideae, Londen.  
 BOS, H., (1920). De bloemgewassen, 3de deel.  
 BOWLES, E. A., (1918-'19). Snowdrops. Journal Roy. Hort. Soc. XLIII.  
 BRAUN, A., (1850). Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, insbesondere in der Lebens- und Bildungsgeschichte der Pflanze. Freiburg im Bresgau.  
 BRAUN, A., (1853). Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältnis zur Species. Generationsfolge, Generationswechsel und Generationsstellung der Pflanze. Abhandlungen der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. p. 19-106, pag. 79.



- BREMEKAMP, C. E. B., (1937). Amaryllideen Studien I und II. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft LV, 401-418 (1937), Heft 8.
- CHURCH, A. H., (1908). Types of floral mechanism, Part I, types I-XII (Jan. to April). Oxford 1908.
- EICHLER, A. W., (1875). Blüthendiagramme, Teil I, Leipzig, p. 155.
- HARTSEMA, A. M. en LEUPEN, F. F., (1942). Orgaanvorming en periodiciteit van Amaryllis Belladonna L. Med. Landbouwhogeschool 48, no 4, (1942) en Med. 69 Lab. v. Plantenphysiol. Onderzoek, Wageningen.
- HUISMAN, E. en HARTSEMA, A. M., (1933). De periodieke ontwikkeling van Narcissus Pseudonarcissus L. Med. Landbouwhogeschool 37, 3-55, (1933) en Med. 38 Lab. v. Plantenphysiol. Onderzoek, Wageningen.
- IRMISCH, T., (1850). Zur Morphologie der Monokotylichen Knollen- und Zwiebelgewächse, Berlin.
- LUYTEN, I. en WEVEREN, J. M. VAN, (1938). De orgaanvorming van Leucojum aestivum L. Med. Landbouwhogeschool 42, 85-101, (1938) en Med. 54 Lab. v. Plantenphysiol. Onderzoek.
- OUDEMANS, C. A. J. A., (1865). Neerland's Plantentuin. Deel I.
- , (1874). De Flora van Nederland. Deel III.
- PAX en HOFFMANN, (1930). Engler, E. und Prantl, K. Die natürlichen Pflanzenfamilien Band 15A.
- REINDERS, E., (1918). Leerboek der natuurlijke Historie. Leerboek der Plantkunde, Deel I. Eerste druk.
- , (1944). Idem. Achtste druk.
- , (1949). Leerboek der Algemeene Plantkunde. Deel I. 2de druk. Hoofdstuk Vergelijkende vormbeschouwing der vaatplanten, pag. 214.
- SCHOUTE, J. C., (1903). Die Stammesbildung der Monocotylen. Flora oder Allgemeine botanische Zeitung, 92, 32-48, 1903.
- , (1918). Recueil des travaux botaniques néerlandais 15, 263-335 (1918).
- , (1943). Leerboek der algemeene Plantkunde Deel I (Reinders, Schoute en Stomps).
- SCHUMANN, K., (1890). Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss, Leipzig. Verl. von Wilh. Engelmann, 1-519.
- STENZEL, G., (1890). Blütenbildungen beim Schneeglöckchen (*Galanthus nivalis*). Bibliotheca. Heft 21, 12-45 Cassel 1890.
- VELENŮVSKÝ, Jos, (1907). Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Teil II, Prag. Über die Verästelung bei Monokotylen Bäumen III.

## VERKLARING VAN TEKST- EN PLAATFIGUREN

De volgende afkortingen worden gebruikt:

- BKN = neerdalende seriale bijknop.
- BL<sup>I</sup><sub>1</sub>; BL<sup>II</sup><sub>1</sub>; BL<sup>III</sup><sub>1</sub> = eerste bloem van de eerste, resp. tweede of derde takgeneratie.
- BL<sup>I</sup><sub>2</sub>; BL<sup>II</sup><sub>2</sub>; BL<sup>III</sup><sub>2</sub> = tweede bloem van de eerste, resp. tweede of derde takgeneratie.
- BLT = bloemstengel.
- BLT<sup>III</sup><sub>2</sub> = tweede bloemstengel van de derde takgeneratie.
- HKN = hoofdknop.
- L<sup>I</sup> = eerste loofblad
- L<sup>2</sup> = tweede loofblad (halfomlopend).
- L<sup>I</sup><sub>1</sub>; L<sup>II</sup><sub>1</sub>; L<sup>III</sup><sub>1</sub> = eerste of tweede loofblad van de eerste, resp. tweede of derde takgeneratie.
- L<sup>I</sup><sub>2</sub>; L<sup>II</sup><sub>2</sub>; L<sup>III</sup><sub>2</sub> =
- LBLT<sup>I</sup> = litteken bloemstengel van de eerste takgeneratie.
- LBLT<sup>II</sup><sub>1</sub>; LBLT<sup>III</sup><sub>2</sub> = litteken van de eerste of tweede bloemstengel van de tweede resp. derde takgeneratie.
- LL<sup>I</sup><sub>1</sub>; LL<sup>II</sup><sub>1</sub>; LL<sup>III</sup><sub>1</sub> = litteken van het eerste loofblad van de eerste, resp. tweede of derde takgeneratie.
- LL<sup>I</sup><sub>2</sub>; LL<sup>II</sup><sub>2</sub> = litteken van het tweede loofblad (halfomlopend) van de eerste, resp. tweede takgeneratie.
- LSB<sup>I</sup>; LSB<sup>II</sup> = litteken van het schedeblad van de eerste takgeneratie, resp. van de tweede takgeneratie.
- MI = meeldraad van de eerste krans.
- MII = meeldraad van de tweede krans.
- NVP = nieuw vegetatiepunt.
- PH<sup>II</sup><sub>1</sub>; PH<sup>II</sup><sub>2</sub>; PH<sup>III</sup><sub>3</sub> = eerste, tweede of derde phylloom van de tweede takgeneratie.

SBI; SB <sup>II</sup>	= schedebblad van de eerste, resp. tweede takgeneratie.
SB (NVP)	= schedebblad van het nieuwe vegetatiepunt.
SPL	= spatha.
SPL <sup>I</sup> ; SPL <sup>2</sup>	= eerste, tweede spathablad.
TI	= bloemdekblad van de eerste krans
TII	= bloemdekblad van de tweede krans
VD	= vruchtblad
VP	= vegetatiepunt
VP (BKN)	= vegetatiepunt van de neerdalende seriale bijknop.
ZKN; ZKN <sup>II</sup>	= zijknop; zijknop van de tweede takgeneratie.
ZVP <sup>II</sup> ; ZVP <sup>III</sup>	= zijvegetatiepunt van de tweede, resp. derde takgeneratie.
ZVP (BL <sup>2</sup> )	= zijvegetatiepunt van de tweede bloem.

Fig. 1. Geeft de gemiddelde lengtegroei per dag van schedebblad, eerste loofblad en bloem-schacht, uitgedrukt in procenten, berekend uit de cijfers van tabel 1, waarbij de toestand aan het begin van elk tijdsinterval als basis genomen werd. De ruimte tussen de gemiddelde minimum- en maximum-temperaturen te Naaldwijk voor telkens 10 dagen is geschaduwd, zodat het verloop van de temperatuur goed te volgen is. Onderaan vindt men de tijd van bloemaanleg, planting, bloei en afsterven. De cijfers van het rechtse vak (Jan. 1932–Juli 1932) hebben betrekking op schedebblad <sup>III</sup>, loofblad <sup>III</sup> en bloem-schacht <sup>III</sup>, terwijl de overige cijfers de ontwikkeling van <sup>IV</sup> aangeven.

Fig. 2. Schematische voorstelling van de sympodiale bouw van *Galanthus nivalis* in Februari. Door de internodiën verlengd te tekenen is te zien hoe de bol samengesteld is. De knop (in 1931) in de oksel van het eerste loofblad L<sup>I1</sup> zorgt voor de voortzetting van de bol, nadat het hoofdvegetatiepunt verbruikt is voor de vorming van de bloem (BL<sup>I1</sup>). Deze okselknop zal het volgende jaar bloeien (1932). We merken op, dat dit hoofdvegetatiepunt dan vervangen zal worden door de zijknop in de oksel van het eerste loofblad van de 2de takgeneratie (L<sup>II1</sup>). Deze zijknop zal weer een jaar later (1933, BL<sup>III1</sup>) bloeien. De 2de bloemen (BL<sup>II2</sup>, BL<sup>III2</sup>) staan in de oksel van een 2de halfomlopend loofblad (L<sup>I2</sup>, resp. L<sup>II2</sup>). Zij horen tot een latere takgeneratie als die van de eerste bloem. In de oksel van het eerste loofblad (L<sup>I1</sup>) merken we een neerdalende seriale bijknop (BKN<sup>II</sup>) op; in de oksel van het schedebblad SBI een klistert (ZKN<sup>II</sup>). De bloem en de groene bladen, die in 1931 boven de grond waren zijn met een gebroken lijn getekend, daar ze in 1931 reeds verwelkt waren en verloren gingen.

Plaat II. Fig. 3 t/m 20

Fig. 3. De eerste bloem (BL<sup>II1</sup>), die uit praktische overweging bij het tekenen verwijderd werd (LBLT<sup>II1</sup>) zou op dezelfde tijd gebloeid hebben als de 2de bloem (BL<sup>III2</sup>). Deze 2de bloem, die in de oksel van het 2de loofblad (LL<sup>II2</sup>) staat is echter van een latere takgeneratie dan de eerste bloem. In de oksel van het 1ste loofblad (LL<sup>II1</sup>) staat de zijknop (ZVP<sup>III</sup>), die de bol zal voortzetten; bij de vorming van de eerste bloem is nl. het hoofdvegetatiepunt van de 2de takgeneratie geheel verbruikt. Deze zijknop heeft reeds 2 phyllomen (SB en L). De littekens van de afgepelde phyllomen van de opeenvolgende generaties laten zien, dat de bol een sympodiale structuur heeft.

Fig. 4–14, en 17 laten de ontwikkeling van de zijknop (zgn. hoofdknop) in de oksel van het eerste loofblad zien. Fig. 15 en 16 geven alleen de aangelegde bloem.

Fig. 4. Het schedebblad (SB<sup>II</sup>) is afgepeld. Het eerste omlopende (L<sup>II1</sup>) en het tweede halfomlopende loofblad (L<sup>II2</sup>) zijn gevormd. Het vegetatiepunt (ZVP<sup>II</sup>) is in stadium I.

Fig. 5. Het schedebblad en het eerste loofblad zijn weggenomen; hiervan ziet men dus alleen de littekens (LSB en LL<sup>I</sup>). Het tweede loofblad is afgesplitst, het vegetatiepunt begint breder te worden. Het bloemvormende stadium is begonnen (I–II).

Fig. 6. Het vegetatiepunt (VP) is hoger en bol geworden, met schuin aflopende zijden; het geeft thans een geheel ander beeld dan in fig. 4 (Stadium II). Het nieuwe groeipunt (NVP) is reeds als een klein, iets bol vlekje in de oksel van het eerste loofblad (LL<sup>I</sup>), aan de basis van het hoofdvegetatiepunt te zien. Het lijkt in de figuur of er aan de voorzijde van het vegetatiepunt een deuk zit. Dit is echter schaduwwerking. Het oppervlak is in werkelijkheid geheel glad.

Fig. 7. Op het groeipunt (VP) zien we het primordium van het eerste spathablad (SPL<sup>I</sup>) ontstaan. Het nieuwe groeipunt (NVP) is zichtbaar.

- Fig. 8. Het primordium van het tweede spathblad (SPL2) is geheel zelfstandig. Het eerste spathblad (SPL1) is groter geworden. Vergeleken met Fig. 6 is het nieuwe vegetatiepunt vager.
- Fig. 9. De beide spathbladen (SPL1 en 2) zijn afgesplitst (Stadium III). Later groeien de bases uit en vormen een gesloten schede (Fig. 17). Het nieuwe vegetatiepunt NVP is breder geworden.
- Fig. 10. Op het vegetatiepunt tussen de spatha zijn de 3 primordia van de eerste krans bloemdekbladen (TI) aangelegd: één bredere en twee kleinere (Stadium IV). De beide spathbladen zijn opzij getrokken, zodat de bloemdekbladen zichtbaar zijn. Het nieuwe vegetatiepunt is veel breder geworden.
- Fig. 11. Hetzelfde object van fig. 10 is 180° gedraaid. Het is nu mogelijk het groeipunt voor de tweede bloem (ZVP BL2) te zien. Het ligt in de oksel van het tweede loofblad, dat weggenomen is (LL2).
- Fig. 12. De bloemdekbladen van de eerste krans (TI) zijn geheel zelfstandig en de primordia van de bloemdekbladen van de tweede krans (TII) zijn gevormd. Deze laatste alterneren met die van de eerste krans. De meeldraden van de eerste krans (MI) staan tegenover die van de eerste krans bloemdekbladen (TI), maar ze zijn nog wat vaag. De primordia van de tweede krans meeldraden (MII) zijn ook gevormd, maar slechts vaag als een doorlopende ring te zien. Daar het derde primordium van de tweede krans meeldraden nog niet zelfstandig is geworden, wordt dit stadium VI genoemd.
- Fig. 13. Het tweede spathblad werd iets afgescheurd om de bloem beter te kunnen tekenen. Men kan zo de twee kransen bloemdekbladen (TI en TII) en de twee kransen meeldraden (MI en MII) zien. De primordia van de tweede krans meeldraden staan tegenover die van de tweede krans bloemdekbladen. Daar één van de meeldraden van de tweede krans nog niet geheel zelfstandig is, is dit stadium VII.
- Fig. 14. Alle kransen bloemdekbladen en meeldraden zijn zelfstandig geworden (stadium VII). De primordia van de meeldraden van de tweede krans (MII) zijn groter dan die van de eerste krans (MI). Het nieuwe groeipunt heeft het schedeblad gevormd SB (NVP). Het tweede spathblad werd iets afgescheurd.
- Fig. 15. De 3 vruchtbladen (VD) zijn vóór de meeldraden van de eerste krans (MI) aangelegd; ze zijn hoefijzervormig. Het stadium heeft VII-VIII bereikt. Een van de spathbladen is weggenomen (LSPL1) en het andere is opzij getrokken om de bloem te laten zien.
- Fig. 16. De spathbladen en verschillende bloemdekbladen van de eerste krans werden iets op zij getrokken. Alle kransen zijn zelfstandig. Stadium VIII.
- Fig. 17. Op 31 Juli 1935 heeft de bloemknop deze vorm. In de oksel van het eerste loofblad (LL1) ligt het nieuwe groeipunt (NVP). Het schedeblad (SB), dat niet geadoosseerd staat, is reeds geheel afgesplitst.
- Fig. 18. Het object van Fig. 17 werd 180° gedraaid; ook werd de spatha weggenomen (L SPL<sup>I</sup>). Men ziet de eerste bloem (BL<sup>I</sup>1) en in de oksel van het weggenomen loofblad (LL<sup>I</sup>2) het primordium van de tweede bloem (BL<sup>II</sup>2) met zijn beide spathbladen SPL<sup>II</sup>.
- Fig. 19. De aanleg van de neerdalende seriale bijknop (VP BKN) is te zien. Deze ligt in de oksel van het eerste loofblad aan de basis van de dorsale zijde van het hoofdgroeipunt (HKN).
- Fig. 20. Het hoofdvegetatiepunt (HKN<sup>II</sup>) heeft de bloem en de neerdalende seriale bijknop (BKN<sup>II</sup>) met drie phyllomen (PH1, PH2, PH3) gevormd. Beide staan in de oksel van het eerste loofblad (LL<sup>I</sup>1). Indien er een tweede bloem was geweest, dan had deze gestaan in de oksel van LL<sup>I</sup>2 achter de bloemstengel, die weggenomen is (LBLT<sup>I</sup>1).

## SUMMARY

ORGAN FORMATION OF *GALANTHUS NIVALIS* L.

(For the figures please turn to the explanatory notes at the end)

*Galanthus nivalis* belongs to the *Amaryllidaceae*. LINNAEUS fixed the species in 1735, but gave it its generic name *Galanthus* in 1753. In Roman times bulbs probably were brought from the mediterranean region to the north where in some places they now are growing wild. They are found sparsely along the mountain chains of South and Central Europe from the Pyrenees to the Caucasus. The centre of distribution of the species is in the mediterranean region.

The bulbs used for the present investigation were collected at regular intervals between 17 February and 22 June 1932 and between 18 June and 15 December 1935. They were preserved in 96 % alcohol for examination at a later date.

If a bulb is peeled in June, after the flower stalk and leaves have died off, some brown and shrivelled remnants of scales are found around the bulb; next, follow two white fleshy scales, which are closed tunics, and one semi-peripheral scale. Next to this we see the somewhat fleshy remnant of the old flower-stalk. The closed scales are the bases of the sole sheathing leaf and the first foliage leaf. The 3rd scale is the base of the second semi-peripheral foliage leaf. The 2 foliage leaves have assimilated and the flower stalk has bloomed in the last spring. The scales of *Galanthus* function as storage organs during one year only. In the axil of the second closed scale there is a bud, the first phyllome of which is a non-adorsed (i.e. with its dorsal side towards the main axis) sheathing leaf which keeps the foliage leaves together later on. Besides the sheathing leaf the bud contains 2 foliage leaves and the flower, which will appear above ground in the next spring. This bud, which will ensure the continuation of the bulb after the terminal growing point has been used up for the formation of the flower, is called the *main bud*. At the base of the flower primordium a new growing point arises with one (non-adorsed) phyllome (sheathing leaf). This growing point will form leaves the current year and a flower in the next year and thus become the main bud for the following year.

Data on the growth of the sheathing leaf, the first foliage leaf and flower, and the number of the phyllomes are presented in table 1 and fig. 1. At first (February 1932) the flower stalk and the foliage leaves elongate. The main bud is located in the axil of the first foliage leaf<sup>III</sup> (table 1, HKN<sup>IV</sup>, 0,77 mm). Fig. 4 shows the form of this growing point, initiating alternating phyllomes in its vegetative stage (Stage I). The development of this bud can be traced under the binocular microscope by staining with a strong solution of iodine and potassium iodode. From this time on the second foliage leaf is fully initiated in most bulbs, and the shape of the growing point is changing: it broadens and rises (fig. 5 stage I-II, fig. 6, stage II), indicating that flower formation, i.e. the reproductive stage, has begun. Figs 7-18 show the development of the flower. It is evident that the spathe of *Galanthus nivalis* is initiated as 2 leaves (c.f. BAKER 1888, EICHLER 1895, PAX 1930, HUISMAN and HARTSEMA 1933, LUYTEN and VAN WAVEREN 1938). Almost as soon as stage II is reached a new growing point is seen at the base of the terminal growing point, in the axil of the 1st leaf. This growing point begins to enlarge (Fig 7, 8, 9, 10, 12. NVP, table 1, HKN<sup>IV</sup>). In June, the first phyllome (sheathing-leaf) is initiated. By December all phyllomes (the sheathing-

leaf and the two foliage leaves) have been formed. The following march the flowers will be formed in the way described above and will bloom in February two years later.

In more than 50 % of the bulbs examined by us a second flower primordium was found in the axil of the semi-peripheral leaf. This primordium usually stopped growth as a bare growing point, or after forming small spathe leaves and petals (fig. 18, BL<sup>II</sup>2 and table 2). In two cases we found that the primordium developed into a flower able to bloom (fig. 3, BL<sup>III</sup>2). If these two flowers bloom at the same time, 2 flowers of different branch generations will be found side by side. The flower removed (LBLT<sup>II</sup>1) was formed by the terminal growing point, and the second flower (BLT<sup>III</sup>2) is located in the axil of the second foliage leaf of the same branch generation. The second flower therefore belongs to a later branch generation. Everything belonging to the same branch generation is designated by Roman-figures. There is some difference of opinion as to whether the main growing point is terminal or lateral; i.e. whether the bulbstool should be regarded as a monopodium or as a sympodium. IRMISCH (1850), BRAUN (1853), OUDEMANS (1865 and 1874), EICHLER (1875), CHURCH (1906), BOS (1920), PAX and HOFFMANN (1930), BREMEKAMP (1937), SCHOUTE (1943), REINDERS (1944, 1949) defend the monopodium theory, but they only looked at mature plants or at flower formation after it had reached a late stage of development. SCHUMANN (1890) and the present authors consider it to be a sympodium (fig. 2). Our opinion is based on observations of both the initial formation of the flower and main growing point and also their subsequent development studied at frequent intervals. We have seen that the new growing point originates from the base of the existing growing point during the time that the latter is forming the flower. This new growing point (NVP, fig. 4, 7, 8, 9, 10, 12, 14) is located in the axil of the first leaf. The possible objection that the first phyllome of the main growing bud is non-adorsed cannot be sustained since there are many other of the *Amaryllidaceae* which do not have adorsed phyllomes in the main bud; viz *Amaryllis Belladonna* (HARTSEMA and LEUPE 1942), *Leucojum aestivum* (LUYTEN and VAN WAVEREN 1938), *Narcissus pseudonarcissus* (HUISMAN and HARTSEMA 1933), *Nerine sarniensis* (LUYTEN, not yet published). The position of the 2nd flower in the axil of the first foliage leaf is also evidence for the theory that the first flower does not originate in the axil of the first leaf. About December, when the main bud is 0.8 mm long and 3 phyllomes have been initiated, another growing point can be formed between the main bud and the 1st leaf (fig. 19, VP (BKN)). The subsequent development of this bud is shown in fig. 20 (BKN<sup>II</sup>). It is an inferior serial accessory bud and is an exceptional case for *Monocotyledons* (VELENÓWSKÝ, 1917, II, p. 685). The first phyllome of the serial accessory bud is adorsed in contrast to the first one of the main bud. This also is exceptional, because as a rule the phyllotaxy of the serial accessory bud and the main bud are the same. Table 3 shows the number of serial accessory buds observed during our research. Adherents to the monopodium theory may consider the 2nd flower as a serial accessory bud, analogous to the serial accessory bud of the 1st leaf. This, however, is impossible since the 2nd flower originates at the same time as the main growing point, while the serial accessory bud in L1 is formed 6 months later. The classification of the stages is as follows:

- Stage I. Full initiation of sheathing leaf and foliage leaves; slender growing point (fig. 4).
- „ II. Rising and broadening of the growing point (fig. 6). Formation of the main growing point in the axil of L1.
- „ III. Both spathe leaves fully initiated (fig. 9).
- „ IV. The three tepals of the first whorl fully initiated. (fig. 10, 11, stage IV<sup>-</sup>).
- „ V. The three tepals of the second whorl fully initiated.
- „ VI. The 3 stamens of the first whorl fully initiated (fig. 12, stage VI<sup>-</sup>).
- „ VII. The 3 stamens of the second whorl fully initiated (fig. 14).
- „ VIII. Formation and development of the carpels (fig. 16). Stage VIII<sup>+</sup> formation of the style.

In table 4 we see the progress of stages I to VIII<sup>+</sup> as it was in 1932. In that year the flower formation took place between March and June. Stages IV to VII were completed between 12 May and 1 June. REINDERS (1944) describes flower formation taking place in the rest period during summer. We saw, however, that flower formation begins much earlier. During the summer, only elongation of organs already formed takes place. The transition from the vegetative to the reproductive period or stage occurs consequently, at a low temperature. Fig. 1 shows that the average air temperature is nearly the same as the temperature 5 cm below the surface of the soil (depth of planting of *Galanthus*). When flower formation began in 1932 the average minimum temperature ranged from  $-1^{\circ}$  to  $+1^{\circ}$  °C. Day-time temperature rose to a maximum of  $8^{\circ}$ – $11^{\circ}$  °C. During flower formation the average temperature in March and April was between  $3^{\circ}$  and  $10^{\circ}$  °C and May and June between  $9^{\circ}$  and  $17^{\circ}$ . It seems that it would be worth while investigating the optimum temperature for flower formation in *Galanthus*.

#### EXPLANATION OF TEXT-FIGURE AND PLATES

The following abbreviations have been used:

- BKN = inferior serial accessory bud.
- BL<sup>I</sup><sub>1</sub>, BL<sup>II</sup><sub>1</sub>, BL<sup>III</sup><sub>1</sub> = first flower of the first, second and third branch generation respectively.
- BL<sup>I</sup><sub>2</sub>, BL<sup>II</sup><sub>2</sub>, BL<sup>III</sup><sub>2</sub> = second flower of the first, second and third branch generation respectively.
- BLT = flower stalk.
- BLT<sup>III</sup><sub>2</sub> = second flower stalk of the third branch generation.
- HKN = main bud.
- L1 = first foliage leaf.
- L2 = second foliage leaf.
- L<sup>I</sup><sub>1</sub>, L<sup>II</sup><sub>1</sub>, L<sup>III</sup><sub>1</sub> = first and second foliage leaves of the first, second and third branch generations respectively.
- L<sup>I</sup><sub>2</sub>, L<sup>II</sup><sub>2</sub>, L<sup>III</sup><sub>2</sub> = second foliage leaves of the first, second and third branch generations respectively.
- LBLT<sup>I</sup> = scar of the flower stalk of the first branch generation.
- LBLT<sup>II</sup><sub>1</sub>, LBLT<sup>III</sup><sub>2</sub> = scar of the first and second flower stalk of the second and third branch generations respectively.
- LL<sup>I</sup><sub>1</sub>, LL<sup>II</sup><sub>1</sub>, LL<sup>III</sup><sub>1</sub> = scar of the first foliage leaf of the first, second and third branch generations respectively.
- LL<sup>I</sup><sub>2</sub>, LL<sup>II</sup><sub>2</sub> = scar of the second foliage leaf of the first, and second branch generations respectively.
- LSB<sup>I</sup>, LSB<sup>II</sup> = scar of the sheathing leaf of the first and second branch generations respectively.
- MI = stamen of the first whorl.
- MII = stamen of the second whorl.
- NVP = new growing point.
- PH<sup>II</sup><sub>1</sub>, PH<sup>II</sup><sub>2</sub>, PH<sup>II</sup><sub>3</sub> = first, second and third phyllome of the second branch generation.
- SB<sup>I</sup>, SB<sup>II</sup> = sheathing leaf of the first, and second branch generations respectively.
- SB (NVP) = sheathing leaf of the new growing point.
- SPL = spathe.

SPL1, SPL2	= first and second spathe leaf.
TI	= petal of the first whorl.
TII	= petal of the second whorl.
VD	= carpel.
VP	= growing point.
VP (BKN)	= growing point of the inferior serial accessory bud.
ZKN	= lateral bud, ZKN <sup>II</sup> lateral bud of the second branch generation.
ZVP <sup>II</sup> , ZVP <sup>III</sup>	= lateral growing point of the second, and third branch generations respectively.
ZVP (BL2)	= lateral growing point of the second flower.

Fig. 1. Graphic representation of % elongation (growth) of sheathing leaf (— · — · —), first foliage leaf (— — —) and the inflorescence from Jan. to June 1932 and June to Dec. 1935. The average growth in length per day is computed as a % of the length at the beginning of each interval (Table 1). At the left side the figures from 1932 of sheathing leaf <sup>IV</sup>, foliage leaf <sup>IV</sup> and inflorescence <sup>IV</sup> are given; then those of 1935 and then the figures of the same organs as 1932, but an older generation. During the time that the first development takes place in the bulb, the older generation almost matures and will wither soon afterwards. For a study of the general course of the growth we can consider these curves as continuous. The average airtemperature in Naaldwijk (shaded) have been given at 10-day intervals (monthly synopsis KNMI of de Bilt). Almost at the base of the graph the period of flower formation, the time of flowering, the dying off of the above ground parts of the organs and the date of planting (↓) are indicated.

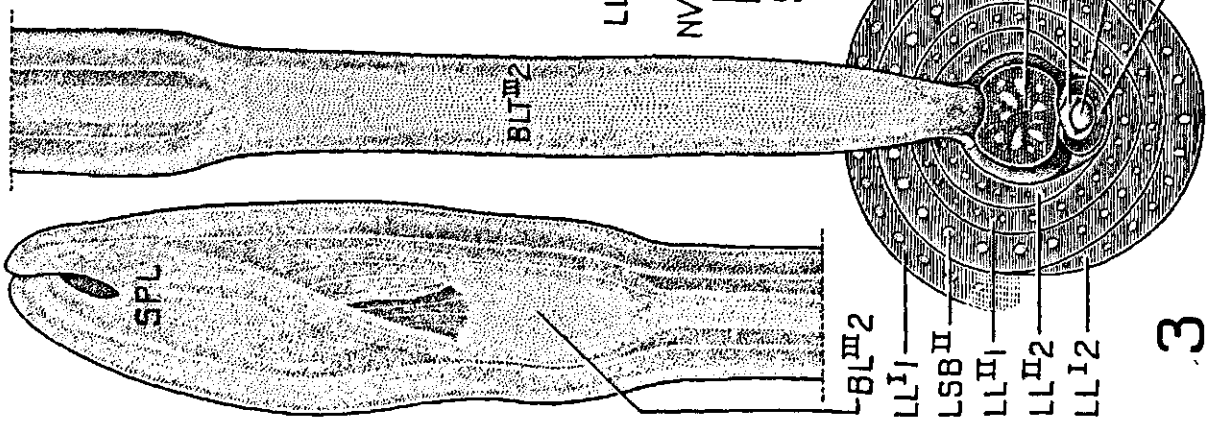
Fig. 2. Schematic representation of the sympodial structure of the bulb of *Galanthus nivalis* in February. By an extended drawing of the internodes, we see how in 1931 the lateral bud in the first foliage leaf L<sup>I1</sup> undertook the continuation of the bulb after the main growing point had been used up for flower formation (BL<sup>I1</sup>). This axillary growing point would flower in 1932. We observe that the main growing point would then be replaced by the lateral bud in the axil of the 1st foliage leaf of the 2nd branch generation L<sup>II1</sup>. This lateral bud would flower in 1933 (BL<sup>II1</sup>). Both the second flowers (BL<sup>II2</sup>, BL<sup>III2</sup>) are located in the axil of a 2nd semi-peripheral foliage leaf (L<sup>I2</sup>, resp. L<sup>II2</sup>). They belong to a branch generation coming after that of the 1st flower. In the axil of the 1st foliage leaf (L<sup>I1</sup>) we perceive an inferior serial accessory bud (BKN<sup>II</sup>); in the axil of the sheathing leaf (SB<sup>I</sup>) a bulblet (klister) is found (ZKN<sup>II</sup>). The flower and the green leaves which had been above the ground in 1931 have been drawn with a broken line since they were withered and lost.

Fig. 3. The first flower (BL<sup>II1</sup>) which has for practical reasons been removed (LBLT<sup>II1</sup>) would flower at the same time as the 2nd flower (BL<sup>III2</sup>). This 2nd flower which is located in the axil of the 2nd foliage leaf (LL<sup>II2</sup>) is of a later branch generation than the first flower. In the axil of the 1st leaf (LL<sup>I1</sup>), is found the lateral bud (ZVP<sup>II1</sup>), which would continue the bulb, since the first flower has used up the main growing point of the second generation. This lateral bud already has two phyllomes (SB and L). The scars of the peeled phyllomes of the successive generations demonstrate that the structure of the bulb is a sympodium.

Figs 4-14 and 17-18 show the lateral bud in the axil of the first foliage leaf; figs 15 and 16, its flower.

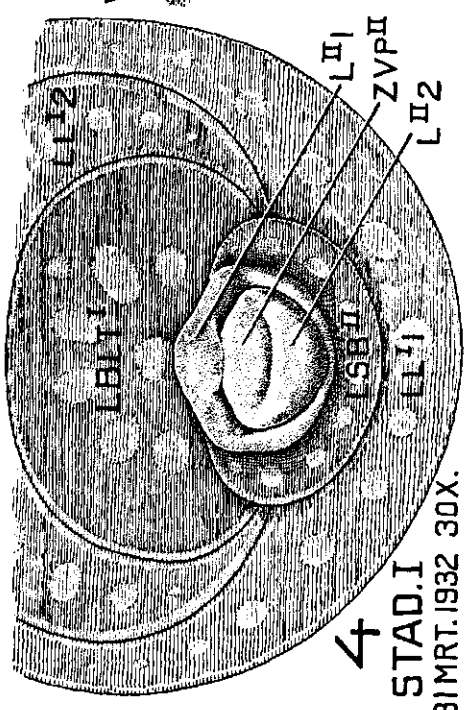
Fig. 19. In this figure we see the formation of the inferior serial accessory bud (VP BKN). It is located in the axil of the 1st foliage leaf, at the base of the dorsal side of the main growing point (HKN).

Fig. 20. We see the main growing point (HKN<sup>II</sup>), which has already formed the flower and the inferior serial accessory bud (BKN<sup>II</sup>) with 3 phyllomes (PH1, PH2, PH3); both are located in the axil of the 1st foliage leaf (LL<sup>I1</sup>). If there were a second flower, it would be located in the axil of LL<sup>I2</sup>, behind the flower stalk which has been removed (LBLT<sup>I</sup>).

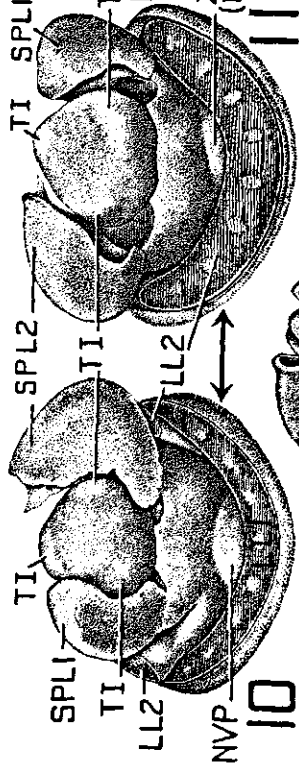


3  
6 NOV. 1935  
7X.

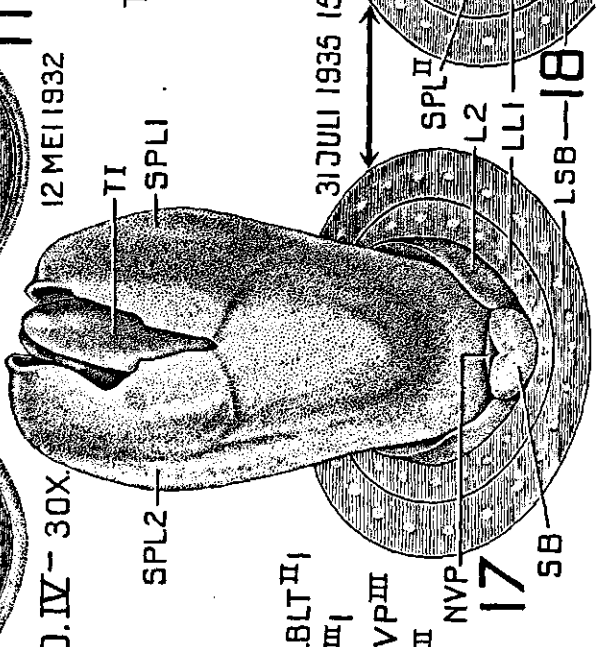
[B. J. VARTONGEREN, DEL.]



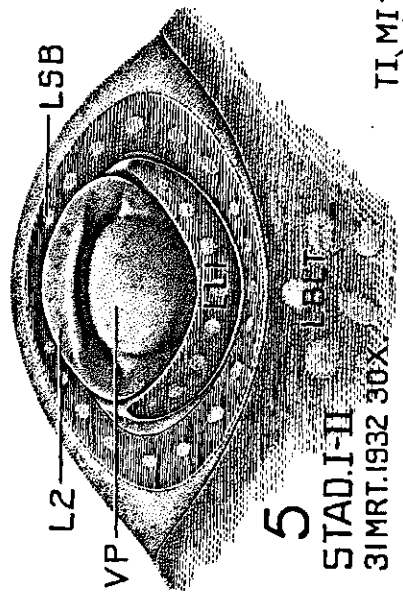
4  
STAD. I  
31 MRT. 1932 30X.



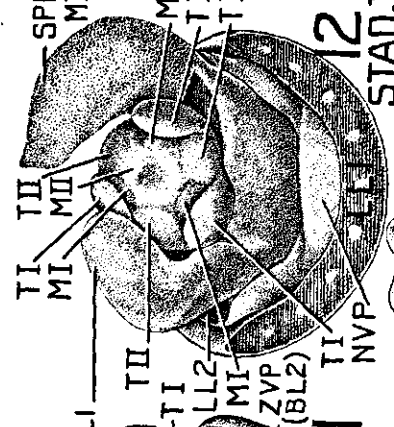
10  
STAD. IV-30X.



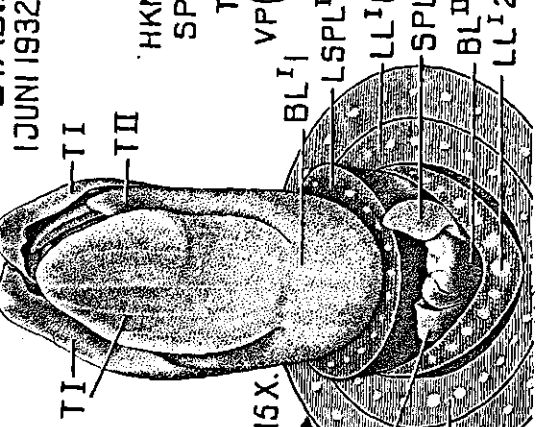
17  
31 JULI 1935 15X.



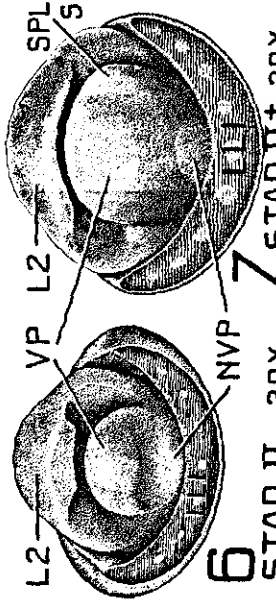
5  
STAD. I-II  
31 MRT. 1932 30X.



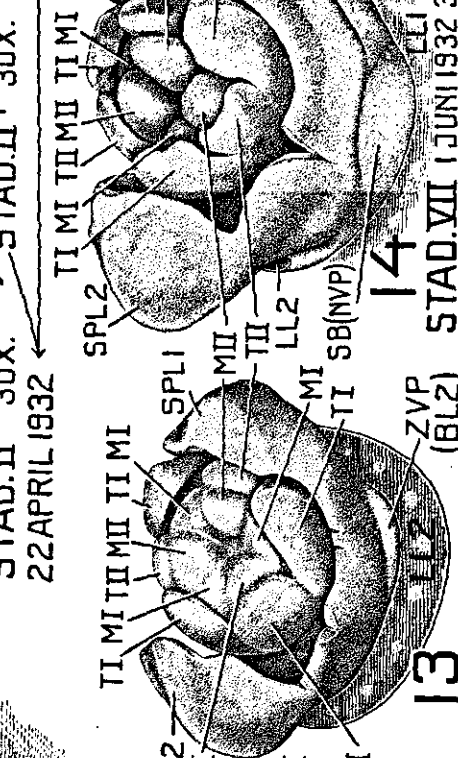
12  
STAD. VI-  
1 JUNI 1932 30X.



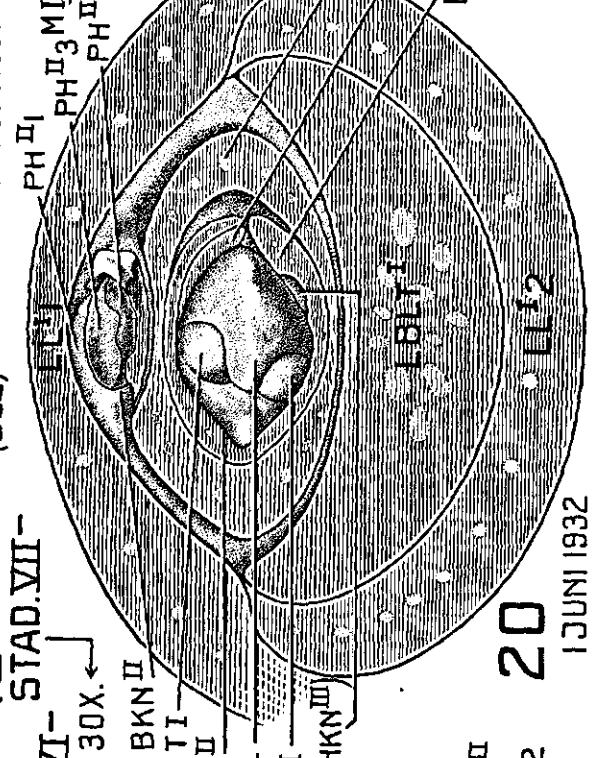
18  
31 JULI 1935 15X.



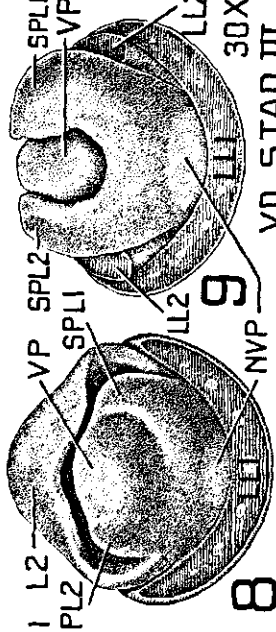
6  
STAD. II 30X.  
22 APRIL 1932



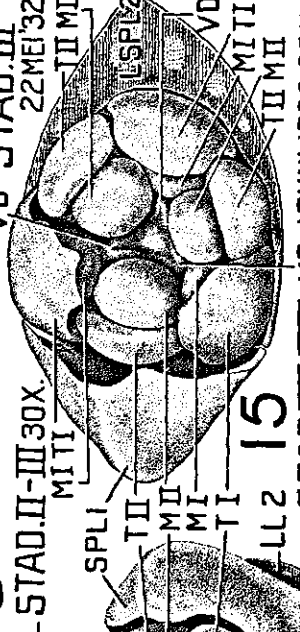
13  
STAD. VII-  
1 JUNI 1932 30X.



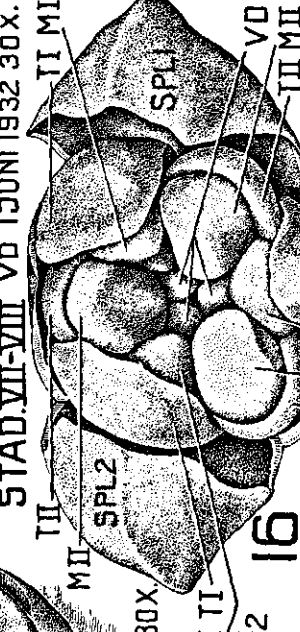
20  
1 JUNI 1932



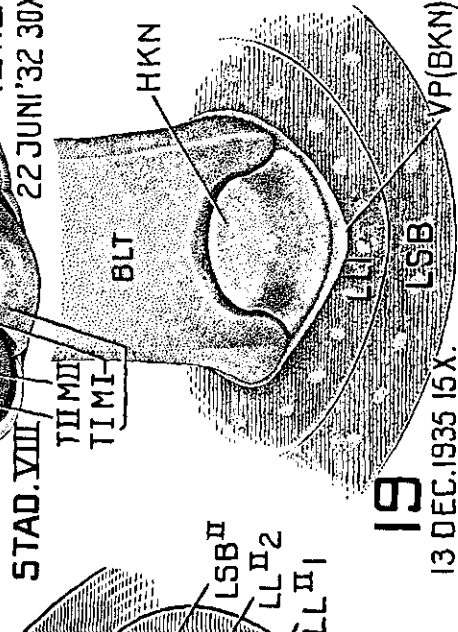
8  
STAD. II-III 30X.  
22 MEI '32



15  
STAD. VII-VIII  
1 JUNI 1932 30X.



16  
STAD. VIII  
22 JUNI '32 30X



19  
13 DEC. 1935 15X.